

Dt. 18

**THEORETISCHE EN PRAKTISCHE STUDIE  
DER KWANTITATIEVE ERFELIJKHEID  
BIJ ORYZA SATIVA L.,  
EEN ZELFBESTUIVENDE PLANT**

---



PROEFSCHRIFT

ter verkrijging van de graad van Doctor  
in de Landbouwkundige Wetenschappen,  
op gezag van de Rector, Prof. ir. K. Petit,  
Hoogleraar in de Boerderijbouwkunde.

door

**C. PELERENTS**

PROMOTOR : PROF. IR. M. SLAATS

- 1963 -



Bijgevoegde stellingen  
bij de Doctorale Thesis van  
C. PELERENTS.

---

1. Bij het bepalen van de invloed der Gammastralen op werksterbijen, dient men rekening te houden met de jaargetijden en met het sociaal karakter dezer insekten.
  2. Het is noodzakelijk het zaaigoed van *Arachis hypogea* L. te ontsmetten, terwijl dit niet verantwoord is bij *Oryza sativa* L.
  3. De "Ear to row-ear remnant" selectiemethode kan bij het veredelen van maïs betere en snellere resultaten geven dan de "Recurrent-cumulative" selectiemethode.
-



Dt. 18

**THEORETISCHE EN PRAKTISCHE STUDIE  
DER KWANTITATIEVE ERFELIJKHEID  
BIJ ORYZA SATIVA L.,  
EEN ZELFBESTUIVENDE PLANT**

---

PROEFSCHRIFT

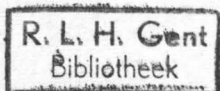
ter verkrijging van de graad van Doctor  
in de Landbouwkundige Wetenschappen,  
op gezag van de Rector, Prof. ir. K. Petit,  
Hoogleraar in de Boerderijbouwkunde.

door

**C. PELERENTS**

PROMOTOR : PROF. IR. M. SLAATS

**- 1963 -**





## VOORWOORD.

-----

De voltooiing van dit proefschrift biedt mij de gelegenheid U, Hoogleraren der Rijkslandbouwhogeschool te danken voor het onderwijs en de wetenschappelijke vorming, die ik van U mocht genieten.

In de eerste plaats wil ik U, Hooggeleerde Professor Ir. M. SLAATS, Hooggeachte Promotor, danken voor het vertrouwen dat U mij geschonken heeft. Uw positieve kritiek en Uw uitgebreide kennis hebben me steeds met eerbied vervuld.

Hooggeachte Professor Dr.h.c. Ir. A. DUMON, de korte gelegenheid die mij geboden werd met U contact te nemen, heeft op mij een diepe en blijvende indruk nagelaten. De accuratesse waarmee U het manuscript bekritiseerde, heeft in niet geringe mate bijgedragen tot de voltooiing van dit werk.

Hooggeachte Professor Dr.h.c. Ir. J. VAN DEN BRANDE, aan U is het te danken dat ik aan deze dissertatie begon. Zonder Uw voortdurende aanmoediging en stimulerende interesse was dit proefschrift nooit tot stand gekomen.

Ook gaat mijn dank geheel bijzonder naar Prof. Ir. L. DE WILDE, Prof. Dr. J. MARTIN en Prof. Dr. J. MATON wier levendige belangstelling en talrijke gulden wenken mij hoogst nodig waren en mijn oprechte waardering verwekken.

De Heer Ir. G. TOORREELE was zo vriendelijk het biometrisch gedeelte te willen kontroleren. Ik dank hem oprecht voor deze welwillende en gewaardeerde medewerking.

Mijn kollega's Ir. J. D'HERDE, Ir. N. MARTENS, Dr. Ir. O. VAN LAERE, Ir. J. DE MAESENEER, Ir. R. DE CLERCQ, Ir. A. DE GRISSE, Ir. A. HEUNGENS en Grad. E. VAN DAELE hebben ook deel in dit proefschrift door de vriendschappelijke samenwerking die ik bij ieder van hen mocht vinden.

Tevens richt ik een woord van welgemeende dank tot het personeel van de Leerstoel voor Dierkunde, dat van het Rijksstation voor Insektenkunde en dat van het I.W.O.N.L. voor de hulp die ik van hen mocht ontvangen bij het preparatief werk.

Gent, 6 juni 1963.

## INHOUDSTAFEL.

### Voorwoord.

### Doelstelling.

### Hoofdstuk I. Beknopt overzicht der Veredeling.

- 10. Inleiding.
- 11. Bloembioïogie & Kruisingstechnieken.
- 12. Veredelingscriteria.
- 13. Veredelingsmethodes.
- 14. Heterosis.

### Hoofdstuk II. Voorbereidende fase der Ontleding.

- 20. Het Studiemateriaal.
- 21. Het meten der bestudeerde eigenschappen.
- 22. Mecanografische hulp bij het verwerken der waarnemingen.

### Hoofdstuk III. Genetische stellingen en hun toepassingen.

- 30. Ontwikkeling van de kwantitatieve erfelijkheid.
- 31. De keuze van de schaal.
- 32. De gemiddelden.
- 33. De verscheidenheid en haar componenten.
- 34. Linkage.
- 35. Het aantal effectieve factoren.
- 36. De erfelijkheidsgraad.
- 37. De transgressiegraad.

### Algemene Besluiten.

### Bibliografie.

## DOELSTELLING.

=====

Mendel's bequest to genetics was twofold. He gave us his principles of inheritance, and at the same time he gave us the experimental method by which he has been able to establish those principles and by which they could be tested and extended.

Darlington, C.D. & Mather, K.

Meestal tracht men bij de veredeling van zelfbestuivende planten min of meer homozygote lijnen af te zonderen die op economisch gebied het uitgangsmateriaal overtreffen. Om dit doel te bereiken moet de kweker op een bepaald ogenblik, om het even welke methode hij ook volgt, individuen uitlezen.

Deze keuze kan zonder moeite plaats vinden indien de individuen zich voor de gezochte eigenschap in duidelijk verschillende klassen laten rangschikken. Ze kan ook met veel aarzeling gepaard gaan wanneer zulke classificatie onmogelijk is. In het eerste geval spreekt men van kwalitatieve (alternatieve) in het tweede geval van kwantitatieve (fluctuerende) overerving der eigenschappen. Hoe zal de kweker de meest geschikte bastaarden uit het kruisingsprodukt kiezen voor het geval dat het kenmerk continuïteit vertoont? In hoever worden kwantitatieve eigenschappen beïnvloed door het milieu? Zijn de wetten van Mendel nog van toepassing wanneer de observaties onmogelijk in klassen kunnen onderverdeeld worden? Dit zijn enkele van de vele vragen die de kweker zich stelt wanneer hij een bepaald veredelingsschema opstelt of wanneer hij partners uitkiest op nieuwe en betere variëteiten te scheppen.

We zullen in dit proefschrift geen nieuwe statistische methodes voorstellen om de overerving der kwantitatieve factoren te bestuderen, daarvoor wordt door verschillende vooraanstaande mathematici gezorgd en onze persoonlijke kennis der wiskunde is trouwens ontoereikend voor zulke onderzoekingen. Ons doel is na te gaan of men, door toepassing der voorgestelde ontledingsmethodes iets kunnen vernemen over het genotype daar dit de enige manier is om met zekerheid de kansen op welslagen bij het uitlezen der eliten te verhogen.



Daar de rijst een zelfbestuivend gewas is, zal enkel het gedeelte van de kwantitatieve genetica, dat in betrekking staat met de autogame planten, behandeld worden.

Bij het lezen van boeken over kwantitatieve erfelijkheid heeft men enerzijds de indruk dat alle mathematische bewijsvoeringen pikfijn werden uitgedacht, maar anderzijds heel weinig voorbeelden worden aangehaald waarbij theorie en praktijk geconfronteerd worden. Deze vaststelling is geen kritiek, maar pleit voor het vernuft der navorsers die, zonder zich te moeten steunen op voorbeelden, de vraagstukken weten te ontleden. Verschillende auteurs, zoals Mather (47) en Kan-Ichi-Sakai (40) zijn echter de mening toegedaan dat het ontbreken van voorbeelden een hinderpaal vormt voor een nauwe samenwerking tussen theoretici en practici waardoor de biometrische genetica het gevaar loopt zeer academisch te blijven. Het ligt niet in onze bedoeling te beweren dat door deze studie de kloof tussen theorie en praktijk zal overbrugd worden, vermits maar enkele kenmerken van één enkele plant zullen bestudeerd worden en aldus een oneindig klein facet van de plantenveredeling zal belicht worden. Om echter aan de kweker, die met de rijstplant nooit in aanraking kwam of zal komen, toch iets trachten bij te brengen bij het lezen van deze studie, hebben we gedacht dat het niet zonder nut zou zijn de gebruikte rekenmethodes en formules nogal breedvoerig te behandelen zodat hij geen tijd zal besteden aan het werk dat we zelf reeds deden.

De observaties voor deze studie werden te Yangambi gedaan in het Hoofdstation van het Nationaal Instituut voor de Landbouwstudie in Kongo (Nilko) zodat het niet te verwonderen is dat we de gegevens der literatuur, die in het eerste hoofdstuk werd behandeld, zullen vergelijken met deze die we ter plaatse gedurende verschillende jaren konden verzamelen.

-----

## H O O F D S T U K I.

— — — — —

### B e k n o p t o v e r z i c h t d e r v e r e d e l i n g.

In dit hoofdstuk zullen we, na een korte historische inleiding over de verspreiding der rijstkultuur over de wereld<sup>en</sup> in Kongo, de balans opmaken van de inlichtingen die ter beschikking staan van de rijstveredelaar.

We beschrijven eerst de laatste verbetering die aan de kunstmatige kruisingstechniek door ons werd aangebracht.

Vervolgens worden bij het behandelen der veredelingscriteria, de observaties, die ter plaatse gedurende verschillende jaren werden gedaan op een uitgebreid collectiemateriaal en talrijke kruisingsprodukten, vergeleken met de gegevens uit de literatuur. De waarnemingen stemmen niet altijd overeen, hetgeen ons niet moet verwonderen daar niet alleen de invloed van het milieu kwantitatieve kenmerken een grote rol speelt, maar ook omdat de overerving ervan sterk bepaald wordt door de kruisingspartners zoals verder zal blijken uit hoofdstuk III.

Uit het overzicht der veredelingscriteria komt duidelijk de afwezigheid van een leidraad aan het licht, zodat de kweker weinig ... kan steunen op concrete gegevens en grote moeilijkheden ondervindt niet alleen bij het opmaken van een veredelingsschema maar ook bij de uitlezing der bastaarden.

Verder wordt de keuze van de toegepaste veredelingsmethode bondig besproken, terwijl men in een laatste sectie de gekende heterosisverschijnselen bij rijst opsomt.

Indien we bij deze gelegenheid de verschillende meningen over heterosis behandelen dan is het niet met de bedoeling de tegenstrijdigheden te doen uitkomen maar wel om de moeilijkheden aan te tonen met dewelke men af te rekenen heeft wanneer men kwantitatieve eigenschappen zonder meer tracht te meten.

In hoofdstuk III, zullen we heterosis vervangen door een ander begrip namelijk superdominantie waarvoor we in feite ook geen verklaring kunnen geven tenzij door verscheidene hypothesen te maken, maar waarvoor evenwel een wel bepaalde maatstaf wordt aangenomen.

## 10. INLEIDING.

-----

"There is no more important crop  
in the world to day than rice".

Sir Harold Tempamy.

Rijst, tarwe en maïs leggen sinds eeuwen beslag op de eerste plaatsen in de lange reeks der graangewassen die de mens tot voeding dient. De langzaam stijgende rijstproduktie voldoet niet meer aan de snel aangroeiende bevolking van Zuidoost-Azië. De dringende noodzakelijkheid van dit probleem heeft enerzijds de Verenigde Naties aangezet opdracht te geven aan de F.A.O. een Internationale Rijst Commissie op te richten, terwijl anderzijds een groot gedeelte van de werkzaamheden van het Colombo-plan gericht werd naar het verhogen der produktie in bepaalde Oostelijke landen.

Met uitzondering van Europa en Noord-Amerika komt de rijst in het wilde voor, zodat het moeilijk uit te maken valt of deze rijst daar is ontstaan dan wel verwilderd. De discussie over de juiste bakermat van de thans verbouwde *ORYZA SATIVA* L. is nog steeds niet afgesloten vooral bij die auteurs die zich steunen op oude teksten of liederen om hun bewijisvoering te staven.

Tegenwoordig is men de mening toegedaan dat de thans verbouwde rijst ontstaan is uit wilde soorten, terwijl het omgekeerde minder waarschijnlijk blijkt. Ze zouden de Aziatische soorten ontstaan zijn uit *O. fatua* K., *O. minuta* Presl en *O. officinalis* Wall, de Afrikaanse uit *O. glaberrima* Steud., *O. breviligulata*, A. Chev. en Roerh. en *O. punctata* Kotschy. Deze soorten worden trouwens nog wel eens in Afrika verbouwd, vooral *O. glaberrima* Steud. in de minder vruchtbare streken van Nigeria.

Copeland (14) laat met reden opmerken dat de rijst noch door de Egyptenaren noch door de Chaldeeën werd geteeld, zodat het onwaarschijnlijk is dat de cultuur van uit Afrika naar Azië zou zijn overgebracht.

Voor Azië is men meer geneigd, zich steunend op de genencentra-hypothese van Vavilov, <sup>(81 a)</sup> het noordelijk deel van Bengalen als bakermat te beschouwen. Dit is trouwens de landstreek waar het grootste aantal

variëteiten wordt aangetroffen ( $\pm$  2.500) zowel onder de spontaan groeiende als onder de gecultiveerde rijst.

Reeds in zeer oude tijden zou zich de teelt van uit dit gebied oostwaarts naar China en Japan en westwaarts naar Perzië en Mesopotamië, verspreid hebben. In Indonesië schijnt de rijstcultuur reeds vóór de komst der Hindoes (200 - 300 jaar na Chr.) bekend geweest te zijn, daar geen der namen bij de cultuur gebruikt, van Sanskrietische oorsprong is.

Alexanders tocht naar Indië bracht Europa voor het eerst in kennis met dit voedingsgewas. De Romeinen leerden het kennen onder keizer Augustus. Azië behield het monopolie van de teelt tot de jaren 600 na Chr., dan werd de rijstbouw door de Arabieren in Noord-Afrika, Sicilië en Spanje binnengebracht. Van uit Spanje ging het dan naar Noord-Italië. De Turken zouden er voor gezorgd hebben dat de teelt in de Balkan zou bekend geraakt zijn. In de Zuidelijke streken van de Verenigde Staten zou door het toedoen van een Hollandse kapitein de rijst zijn ingevoerd in 1694. De introductie in Brazilië zou in 1745 geschied zijn.

Volgens Burkill (9) zou de mens eerst de rijst gedurende vele eeuwen droog verbouwd hebben alvorens aan bevoeding te denken. De onregelmatigheid van de regenheerslag in de bergstreken zou de landbouwer aangezet hebben het water zoveel mogelijk te weerhouden door het afsluiten van terrassen met ringdijkjes. Eerst wanneer de problemen, gesteld door irrigatie, door de technische kennis van de mens, konden worden opgelost zou van uit het hoogland de bevoeiingspraktijk ingang gevonden hebben in de laagvlakte. Zo werden delta's en de laagstgelegen streken het laatst in gebruik genomen daar hier organisatie en techniek de hoogste eisen stellen.

Hoewel sedert eeuwen de rijstplant een der eerste plaatsen onder de voedingsgewassen inneemt, werd pas bij het begin van de 20e eeuw begonnen met de landbouwkundige en botanische studie van deze plant, zodat nog vele geheimen dienen ontsluitend te worden die bij tarwe en maïs reeds tot klaarheid kwamen. De kloof wordt echter met de jaren kleiner onder de impuls van de wetenschappelijke instellingen in Japan, Italië, Amerika en Indië.

In Kongo komen twee wilde rijstsoorten voor nl. *Oryza swinertonii* Prod. en *O. Barthii* Chev. Door de Arabieren werd de rijstteelt in Kongo ingevoerd rond 1840 in de streek van Stanleystad en in de

Maniema. Volgens "De Economische Toestand van Belgisch Kongo en Ruanda-Urundi" (1959) bedroeg de produktie voor 1958 en 1959 respectievelijk 173.347 t en 164.766 t padie. Deze produktie, weinig belangrijk ten aanzien van de wereldproduktie, is gekenmerkt door het feit dat zij bijna volledig in het land wordt verbruikt, en dat zij bijna uitsluitend gewonnen wordt zonder bevoeding.

Deze manier van rijst winnen slaagt best na het kappen en verbranden van het woud, daar dergelijke grond, ontdaan van zijn natuurlijke bedekking voldoet aan de hoogste eisen die men kan stellen. De bodem is rijk aan gemakkelijk opneembare plantenvoedsel en heeft een goede structuur zodat zonder hakken of spitten, de zaden rechtstreeks aan de grond kunnen toevertrouwd worden. Het veld blijft lang proper daar de onkruiden, hetzij onttrekken, hetzij te veel gewend zijn aan de schaduw van het bos, en daarom niet gedijen op een hel verlicht rijstveld. Parasieten komen op die velden ook heel weinig voor.

De natuurlijke elementen zijn in werkelijkheid minder gunstig dan wel uit deze oppervlakkige ontleding zou blijken. In feite is deze vorm van rijstbouw extensief te noemen en de oogst per hectare overtreft dan zelden 1.200 kg. padie. Indien enerzijds de teelt weinig zorgen baart is de voorbereiding anderzijds zeer tijdrovend en lastig. Het kappen en branden mag weliswaar over twee à drie andere kulturen afgeschreven worden, maar moet jaarlijks herbegonnen worden wil de landbouwer een zekere verscheidenheid in zijn voeding hebben of wil hij over een normaal inkomen beschikken. Per landbouwer zijn de gemiddelde oppervlakken en rijstbouw dan ook redelijk laag en overtreffen zelden 60 aren.

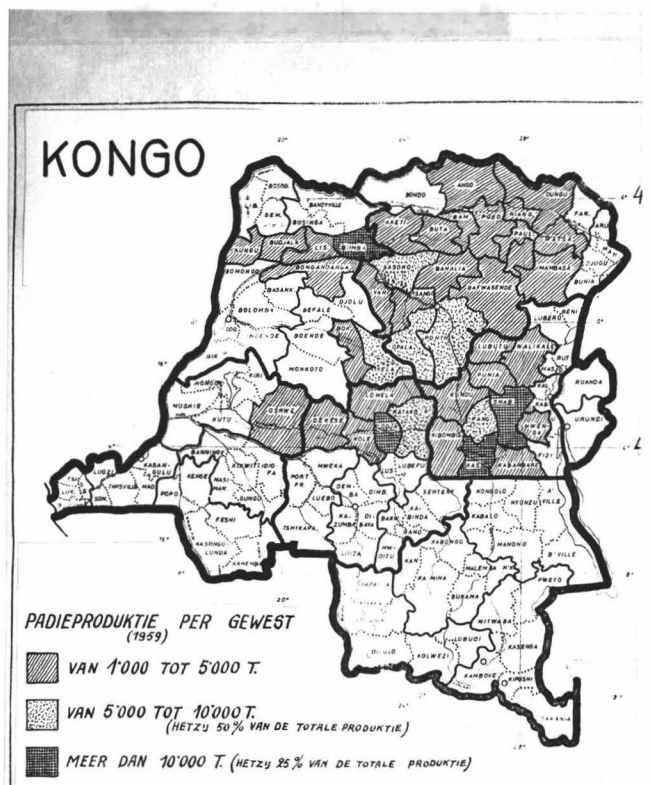
Deze intensificatie werd door het Nationaal Instituut van de Landbouwstudie in Kongo (Nilko) ter studie genomen sedert haar ontstaan. In nauwe samenwerking met de staatsdiensten van de landbouw werden niet alleen nieuwe variëteiten ter beschikking van de landbouwer gesteld, maar werden ook nieuwe cultuurmethoden verspreid die hoewel nog niet intensief te noemen zijn, aan de landbouwer nochtans meer genoegen van zijn arbeid verschaffen door een grotere financiële beloning.

Hoewel rijst bijna overal in Kongo verbouwd wordt is deze cultuur sterk gecentraliseerd in het beboste Middenbekken tussen 4 gra-



den zuider- en noorderbreedte.

De volgende kaart geeft de gewesten aan die een padieproduktie hebben van meer dan 1.000 ton per jaar.



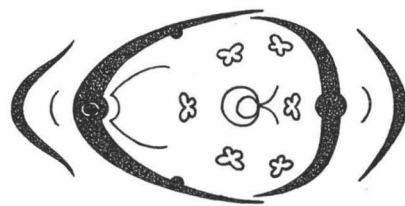
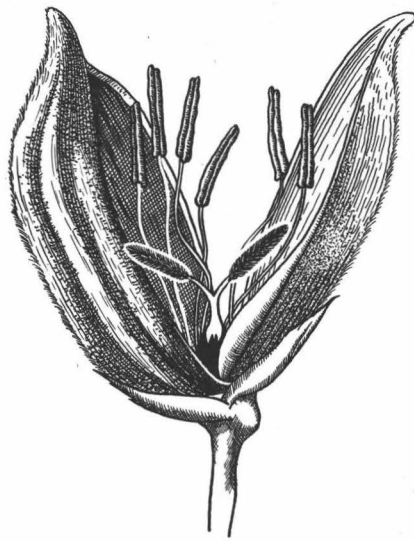


Fig. 1

### 110. De Bloem.

---

Fig. 1 geeft het diagram en een algemeen zicht van de bloem, De bloempjes zijn tweeslachtig. Het vruchtbeginsel is omringd door een krans van zes meeldraden. Aan de top van het eivormig vruchtbeginsel waarin 1 zaadknop aanwezig is vindt men twee vedervormige stempels met daartussen de aanleg van een derde. De kleur varieert van wit tot donker paars en is kenmerkend voor de variëteit. De meeldraden hebben tot juist vóór de bestuiving korte helmdraden met dikke tweelobbige helmknoppen. Volgens Mendiola (49) zouden per helmknop 500 à 1.000 pollenkorrels te vinden zijn. De grootste diameter der pollenkorrels bedraagt 42 à 47  $\mu$ . De Japanse variëteiten bezitten kortere helmknoppen dan de Indische.

Aan de basis van het vruchtbeginsel vindt men 2 zwellichaampjes die bij fysiologische rijpheid van het ovarium turgescen~~t~~ worden en de kroonkafjes doen uiteenwijken. Van de beide kroonkafjes draagt het onderste, het grootste, meestal een naald waarvan kleur en afmetingen sterk verschillen volgens de variëteiten. De kleur der kroonkafjes loopt ver uiteen en gaat van strogeel naar bruin, purper en zwart; soms zijn ze tweekleurig. Aan de onderzijde der kroonkafjes bevinden zich de kelkkafjes die in de regel weinig ontwikkeld zijn. Bij de variëteit Tavy Aile (Madagascar) zijn ze echter even lang als de kroonkafjes.

De grote meerderheid der Kongolese variëteiten hadden witte vedervormige stempels, licht-gele helmknoppen, strogeel tot okerachtige kroonkafjes en kleine kelkkafjes.

### 111. De Bloei.

---

De komst van de pluim wordt aangekondigd door de ontwikkeling van de vlag, typisch laatste stengelblad die volgens de variëteiten een scherpe, een rechte of een stompe hoek vormt met de stengel.

Een achttal dagen na de vlag komt de pluim te voorschijn, maar in feite begint haar vorming 4 à 5 weken tevoren. De bloei begint meestal 1 à 2 dagen na het verschijnen van de pluim. Bij vroege variëteiten zoals bij de "Sathi" variëteiten (Indië) heeft de bloei reeds plaats gehad in de schede. (Gutschin 28)

De bloei van de rijstpluim is basipetaal en duurt 5 à 10 dagen. Het grootste aantal bloempjes bloeit gedurende de 2e en 3e dag. De zwaarste en grootste zaden komen meestal van de vroegste bloempjes, terwijl bij de laatste bloempjes het vruchtbeginsel zich slecht of niet ontwikkelt. De pluim van de hoofdstengel telt meestal meer bloempjes dan deze der bijhalmen, ze bloeit ook 2 à 3 dagen vroeger.

In het Middenbekken van Kongo bloeit de rijst gewoonlijk tussen 10 à 12 h. Het aantal bloempjes dat vóór 9 h of na 13 h bloeit is uiterst gering. Hoge temperatuur, sterke lichtintensiteit en geringe luchtvochtigheid vervroegen de bloei.

De bloempjes waarvan de helmdraden rond 8 h een weinig beven de stigmata uitsteken zullen dezelfde dag nog bevrucht worden. Dit kan gemakkelijk waargenomen worden doorheen de kroonkafjes wanneer de pluim tegen licht gehouden wordt. De helmdraden groeien vlot door en wanneer ze ongeveer  $\frac{3}{4}$  van de lengte der kroonkafjes bereiken gaan deze onder de druk der zwellichaampjes open. Ondertussen hebben de haartjes van de stempels zich vedervormig opengespreid en de stempels zelf hebben zich omgebogen.

Door de openingshoek der kafjes ( $\pm 30^\circ$ ) puilen de helmknoppen naar buiten en springen bijna onmiddellijk open bij zonnig en droog weer. Bij grote luchtvochtigheid kan het 2 à 3 minuten duren. Het stuifmeel wordt door de kleverig geworden stempels opgevangen, zodat rijst onder de zelfbestuivende gewassen gerangschikt wordt, hoewel kleistogame variëteiten uitzondering zijn.

Daar de bestuiving meestal plaats grijpt nadat de kroonkafjes opengegaan zijn (chasmogamie) is een zeker procent kruisbestuiving mogelijk. Van der Meulen (79) en Opsomer (57) hebben respectievelijk voor Indonesië en Kongo een uitvoerig onderzoek gewijd aan het voorkomen van natuurlijke bestuiving.

In Kongo vond Opsomer een maximum kruisbestuiving van 0,4% bij planten die op 40cm van elkaar gezaaid waren terwijl een afstand van 1,6m

Kruisbestuiving volledig uitsloot.

Op Java vond men maximale kruisbestuiving (5,4 %) bij boeloe-variëteiten (benaalde) als deze in afwisselende lijnen werden gezaaid met tjerek-variëteiten (onbenaalde).

Eens het pollen op de stempel kiemt het onmiddellijk. De bloempjes hebben meer tijd nodig om zich te sluiten dan om open te gaan. Buiten de kroonkafjes hangen nu de ledige helmknoppen, soms ook de stempels. Niet bevruchte bloempjes worden snel herkend doordat de kroonkafjes slecht gesloten zijn.

## 112. Kunstmatige Bestuiving

-----

Het lukken der kunstmatige bestuiving is grotendeels afhankelijk van de kennis van de bloembiologie der te kruisen partners en van de factoren die de bloei beïnvloeden. De planten die voor kruisingen zullen dienen worden extra bemest en begoten om met kloek materiaal te kunnen werken.

Bij kunstmatige bestuiving onderscheidt men volgende stadia :

- a. Uitkiezen van de pluim : men geeft de voorkeur aan de pluim van de moederhalm of aan deze van de eerste bijhalmen. Rond 8 h. begint men de pluimen uit te zoeken die in volle bloei zijn. Door ze tegen licht te houden kan men de bloempjes herkennen die dezelfde dag gaan bloeien. De andere bloempjes worden afgeknipt. Men houdt gewoonlijk een veertigtal bloempjes per pluim. De bloeiwijze wordt genummerd en afgezonderd door een wit papieren zakje.
- b. Verzamelen van pollen.: van de variëteit die het pollen zal leveren worden rond 9 h. enkele pluimen afgesneden waarvan men verwacht dat ze dezelfde dag zullen bloeien. De afgesneden bloeiwijze worden in water geplaatst terwijl men er een bruin papieren zak overschuift en het geheel in de schaduw plaatst.

De kroonkafjes wijken uiteen zonder dat de helmknoppen openspringen zodat, op het ogenblik van de kunstmatige



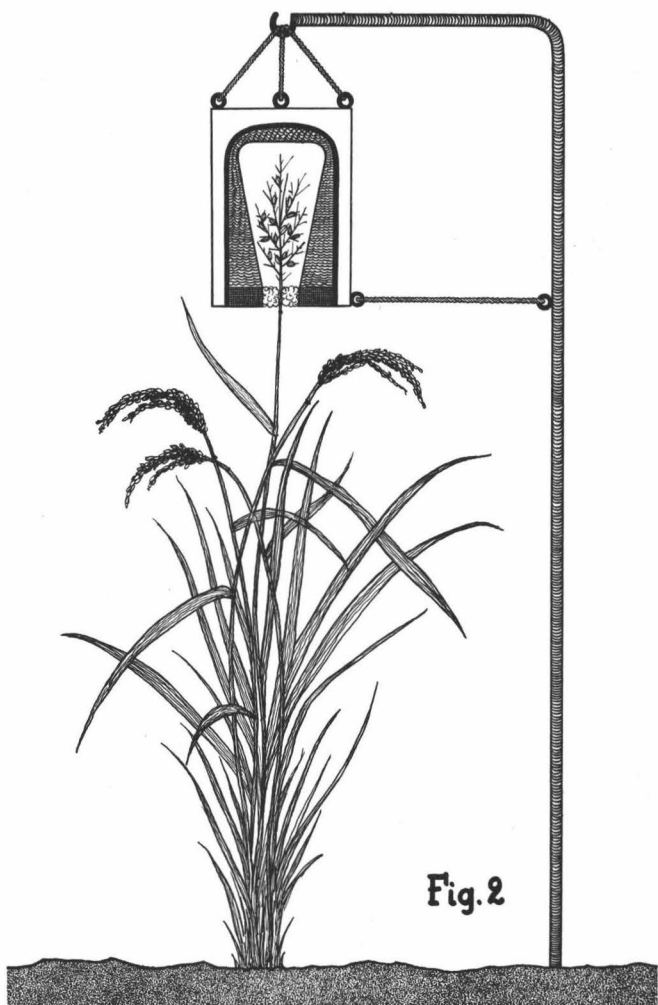


Fig. 2

bestuiving, rijp en vers stuifmeel voorhanden is. De levensduur van het pollen is heel kort en zou volgens Nagac en Takano (54) de vijf minuten niet overschrijden.

- c. De castratie : de methode die in Yangambi op punt gesteld werd door Pelerents (60) is afgeleid van deze die door Jodon (36) en Rhino (68) werden uitgedacht.

Ze steunt op het feit dat bij bepaalde temperaturen (40° à 44°) het pollen zijn vitaliteit verliest terwijl het vruchtbeginsel ongeschonden blijft. Een thermosfles met brede opening wordt gedeeltelijk met warm water gevuld. (46° ). In het water wordt dan een erlemeyer gedompeld waarvan de hals vast zit in de kurk die de thermosfles afsluit. Na een tijdje is de temperatuur in de erlemeyer tot 44° gestegen. Op dat ogenblik wordt de pluim van de vrouwelijke partner in de hals van de erlemeyer gescho-  
v  
van en sluit men de opening af met een propje watten. De bloeiwijze verblijft 7 minuten bij die temperatuur. Van de veertigtal bloempjes die op de pluim waren overgebleven (zie supra) worden eerst de gesloten (onrijpe) afgeknipt samen met enkele andere zodat het eindaantal ongeveer 25 bedraagt.

De methode hierboven beschreven en schematisch voorgesteld in figuur n° 2 sluit enerzijds het rechtstreeks contact uit met het water (Jodon) en behoudt anderzijds de temperatuur van de lucht volledig gelijkmatig hetgeen bij de methode van Rhino zekere problemen stelt. Het is aangewezen voor elke variëteit enkele proeven uit te voeren om zich te vergewissen of de kiembaarheid van het pollen uitgeschakeld werd, daar soms variëtale verschillen kunnen optreden.

Buiten deze fysische methodes bestaan er nog verschillende mechanische <sup>methoden</sup> die hier niet zullen beschreven worden maar voor dewelke verwezen wordt naar Van der Meulen (73) Opsomer (57) en Jordan (38).

- d. Bestuiving.: de pluimen van de mannelijk partner worden

Uit het water genomen en weleens rechtstreeks over de gecastreerde bloeiwijze uitgeschud. Liefst wordt echter het pollen op zwart papier verzameld, men neemt het op met de nagel van de duim en wrijft het tegen de stempel. Een fijn penseeltje kan soms nuttig zijn.

Brillen door uurwerkmakers gebruikt vergemakkelijken veel het werk daar men de beide handen vrij houdt en door de vergrootglazen beter stempel en pollen kan weernemen.

Eens de bestuiving gedaan worden de pluimen opnieuw afgedekt met een zakje uit boterpapier om vreemd stuifmeel te weren. Bij het bestuiven moet vooral gelet worden op het feit dat de kroonkafjes niet te veel van elkaar verwijderd worden, anders loopt men gevaar de zwellichaampjes te kwetsen. In zulk geval sluiten de bloempjes zich niet meer en kan het vruchtbeginsel zich niet ontwikkelen.

- - - - -

## 12. VEREDELINGSCRITERIA.

Om een rationele veredelingsmethode te kunnen toepassen is het noodzakelijk een diepgaande kennis te bezitten, niet alleen van de biologie der plant, maar ook van de overerving der nagestreefde veredelingscriteria. Meestal is het echter zo dat de bloembioologie heel goed bestudeerd werd, terwijl de overerving der kwantitatieve eigenschappen in grote mate onbekend is. Deze moeilijkheid ontgaat de veredelaar niet, hij houdt er trouwens rekening mede door bv. een groter aantal planten uit te lezen, door meerdere kruisingen uit te voeren of door verschillende veredelingsmethodes toe te passen.

De veredeling van een gewas heeft als hoofddoel de valorisatie van een eenheid oppervlakte tot een maximum op te drijven. Het zou fout zijn zich blind te staren op de opbrengst zonder rekening te houden met de waarde van het afgewerkt produkt. Het is dan ook zo, dat de criteria waaraan de rijstveredeling moet beantwoorden, van zeer uiteenlopende aard zijn zoals uit de hierna volgende opsomming zal blijken.

In de volgende sectie zal men de inventaris trachten op te maken van de huidige kennis der overerving van de nagestreefde veredelingscriteria en van hun onderling verband.

### 120. Eigenschappen van Landbouwkundige Aard.

- a. Plasticiteit : Boeuf (5) schrijft : "Une variété très productive ne peut donner le maximum de son rendement que dans les situations qui lui conviennent et dans des terres suffisamment fertiles".

Uit deze zin blijkt enerzijds dat ervoor elk midden een geschikte variëteit bestaat maar mag ook anderzijds besloten worden dat een variëteit aangepast aan uitgestrekte gebieden van onschatbare waarde is, nl. door het vereenvoudigen van het veredelingswerk, het uitschakelen van moeilijkheden verbonden aan de vermeerdering en verspreiding van verschillen-

de variëteiten, het bekomen van homogeniteit van het produkt zowel voor de verwerking als voor de verkoop.

Zo ligt het aantal variëteiten in Italië en Spanje tussen 4 & 10, in de Verenigde Staten leveren 3 variëteiten 80 % van de opbrengst en in Japan heeft men het aantal variëteiten kunnen herleiden tot 20. In Kongo leverde de R66 in 1959 meer dan 50 % van de totale produktie.

De plasticiteit van een variëteit kan maar gemeten worden door regionale proeven zodat deze eigenschap vrij laat aan de dag komt. Door de liniekkweek stop te zetten na het verkrijgen van een fenotypisch homogeen materiaal ( $F_5 - F_6$ ) heeft men grotere kansen plastische variëteiten te bekomen dan indien men de liniekkweek verder doorzet tot  $F_9$  of  $F_{10}$ .

- b. De padieproduktie : de opbrengst kan uitgedrukt worden door volgende theoretische formule :

$$K = \frac{(a \cdot l \cdot d \cdot g)}{100} \quad \text{waarin}$$

$K$  = kilogrammen padie/ha.

$a$  = aantal pluimen per  $m^2$ .

$l$  = gemiddelde pluimlengte in cm.

$d$  = dichtheid van de pluim =  $\frac{\text{aantal korrels}}{\text{lengte pluim}}$

$g$  = 1.000 korrel gewicht.

Om de produktie op te voeren zou het dus aangewezen zijn de planten uit te kiezen die een sterke uitstoeling, een grote pluimlengte, een grote korreldichtheid en een hoog 1.000 korrelgewicht bezitten.

Deze factoren zijn echter zeer onderhevig aan het milieu zodat in heterogene gronden zoals in Kongo, het moeilijk is een juiste maatstaf te vinden voor het uitlezen van producerende individuen zonder



over te gaan tot testproeven die eerst in  $F_6$  kunnen plaats vinden. We zullen achtereenvolgens de bijzonderste produktiefactoren bespreken. :

#### Uitstoeling :

Het uitlopen van zijstengels is een van de belangrijkste verschijnselen in de groei van de rijstplant. Op het ogenblik van de oogst zijn <sup>niet</sup> alle pluimen der zijstengels rijp, zodat voor het meten van deze eigenschap alleen rekening gehouden wordt met het aantal rijpe pluimen en niet met het totaal aantal voortgebrachte halmen. Hoewel de uitstoeling afhankelijk is van de zaaidichtheid, de grondvruchtbaarheid en de groeiduur wordt ze toch ook in hoge mate bepaald door erfelijke eigenschappen.

Volgens Van der Stock (80) zou een sterk uitstoelingsvermogen dominant zijn, terwijl Matsuura (48) spreekt van intermediaire overerving. Vroege variëteiten stoelen minder uit, hebben kort stro en zijn minder produktief. Over het algemeen hebben "Japonica" variëteiten korte halmen en pluimen, bezitten een sterke uitstoeling en een grote legervastheid, "Indica" variëteiten hebben daarentegen lange pluimen en halmen, weinig legervastheid en zwakke uitstoeling. Uit hetgeen vooraangaat mag afgeleid worden dat het uitstoelingsvermogen waarschijnlijk meer in verband staat met laatrijpheid, dan met kort stro en grote legervastheid.

In Kongo was het echter zo dat de "Japonica" variëteiten onder invloed van een verschillend fotoperiodiciteit bij de vroege variëteiten vielen en de "Indica" bij de laatrijpe zodat het verband uitstoeling laatrijpheid bleef bestaan maar onafhankelijk werd van "Japonica".

De variëteiten uit Indië en Indonesië ingevoerd werden in Kongo onder de beste uitstoelers gerangschikt en veelvuldig bij kruisingen gebruikt. Op Formosa (ISO) vond men een correlatie van 0,61 à 0,82 tussen het uitstoelen en de opbrengst, in Indië 0,83, in Assam 0,22 à 0,39 (Narasinga 56) en in Kongo 0,53 à 0,58 (Pelerents 61).

Uit deze correlatiecoëfficiënten mag besloten worden dat de produktie in zekere mate beïnvloed wordt door de uit-

stoeling.

Uit een weliswaar theoretische overweging kan ook afgeleid worden dat de uitstoeling een grote rol speelt bij de produktie,, vermits de opbrengst van 2.000 kg padie per ha tot 2.500 kg zou stijgen, indien het aantal pluimen per plant met een eenheid verhoogt (van 4 tot 5)

De pluimlengte :

Volgens Ikeno (31) Hayes & alt (30) en Matsuura (48) zouden lange pluimen dominant zijn.

In volgende tabel vindt men de correlatiecoëfficiënten tussen pluimlengte en verschillende andere kenmerken :

Kenmerken.	r	Land	Auteurs
Uitstoeling	0 of -		COYAUD
Diameter v/d stengel	0,33		COYAUD
Hoogte v/d plant	0,11 à 0,36	Indië	COYAUD
	0,46	Japan	MORINAGA
	0,52	Kongo	INEAC
Aantal korrels	0,25 à 0,71	Indië	COYAUD
	0,25	Japan	MORINAGA
	0,32	Kongo	INEAC
Opbrengst	0,26	Indië	-
	0,39	Formosa	-
	0,04 à 0,37	Assam	-
Vegetatieduur	0,41	Kongo	PELERENTS

Variëteiten met opgerichte pluimen zijn meestal legervast maar minder produktief dan variëteiten met overhangende pluimen. Bij langere pluimen is er meer loosheid te vrezen en is er meer gevaar voor het legeren daar zulke pluimen sterk overhangen bij rijpheid. Er wordt daarom gestreefd naar een pluimlengte van 20 à 25 cm, met een minimum aan loze zaden. De korrels mogen daaren

boven niet van de pluim vallen zoals het bij wilde rijstsoorten vaak voorkomt.

De "Indica" variëteiten hebben gemiddeld veel langere pluimen dan de "Japonica", zodat voor Kongo althans laatrijpheid, sterke uitstoeling en lange pluimen samengaan hoewel deze kenmerken niet verbonden zijn.

Variëteiten ingevoerd uit Madagascar waren gekenmerkt door lange pluimen, deze uit Brazilië door een klein procent loze zaden.

Samengevat mag gezegd worden dat pluimlengte mag gerangschikt worden bij de minder belangrijke veredelingscriteria voor zover men er zorg voor draagt geen te lange of te korte pluimen uit te kiezen.

In het algemeen is het uitzicht van de pluim bij rijpheid van veel groter belang. Ze komt bij goed aangepaste variëteiten de pluim bij rijpheid volledig uit de schede en haar top hangt lager dan haar basis. Met dit kenmerk van produktie is de veredelaar heel snel vertrouwd.

#### Pluimdichtheid :

De pluimdichtheid wordt uitgedrukt door de verhouding tussen het aantal korrels en de pluimlengte, ze is dus een functie van twee factoren waarvan één (de pluimlengte) reeds besproken werd, Het aantal korrels dient dus nog afzonderlijk onderzocht te worden.

De correlatiecoëfficiënt tussen het aantal korrels en de opbrengst is in Indië 0,40, in Formosa 0,37 à 0,60 en in Kongo 0,43. Het aantal zaden is anderzijds groter bij lange pluimen dan bij korte en bij laatrijpe variëteiten dan bij vroege, zodat voor Kongo een schijnbaar verband optreedt tussen Indica variëteiten en aantal korrels.

Wat nu de pluimdichtheid betreft worden de verhoudingen omgekeerd daar bij korte pluimen de zijassen en de steel-tjes die de za den dragen veel korter zijn zodat korte pluimen een kaarsvormig uitzicht krijgen en lange pluimen los schijnen. Indien men rekening houdt met het feit dat naar een pluimlengte van 20 à 25 cm. wordt getracht,

dan moeten er 140 à 175 korrels aanwezig zijn, om een dichtheid van 7 te bereiken. De invloed van de dichtheid op het rendement is dus mede afhankelijk van de pluimlengte.

De pluimdichtheid varieert met het milieu maar voor eenzelfde jaar en eenzelfde streek mag deze eigenschap gebruikt worden om de variëteiten te kenmerken. Om deze variabiliteit te verminderen stelt Svalof (75) voor, zich te beperken tot het bemonsteren van 10 cm van de pluim. Losse pluimen met geringe korreldichtheid zouden dominant zijn over gesloten pluimen met grote korreldichtheid (3:1 of 9:7). Variëteiten ingevoerd uit Indochina bezaten benevens een goede korreldichtheid een interessante pluimlengte, ze waren echter niet aangepast aan droge rijstbouw.

#### 1.000 Korrelgewicht :

Het 1.000 korrelgewicht staat in verband met de vorm van de padiekorrel. Zoals men verder zal zien geeft de verhouding tussen lengte en breedte de vorm van de korrel. Deze verhouding is zeer standvastig en dient als maatstaf voor de klassificatie der variëteiten in : ronde - 1/2 ronde - 1/2 lange - lange en extra lange.

Volgens een studie van Arraudeau (2) uitgevoerd op meer dan 1.500 variëteiten van verschillende geografische oorsprong hebben de variëteiten te beginnen met de ronde, respectievelijk volgend 1.000 korrelgewicht : 30,2 - 30,8 - 32,0 - 32,8 - 35,9 gr. zodat de "Indica" variëteiten meestal gekenmerkt worden door een hoog korrelgewicht.

De variatie van het 1.000 korrelgewicht overschrijdt zelden 10 % terwijl ze gemiddeld 2 à 3 % bedraagt.

Volgens Coyard (16) zou een deficiente uitstoeling gedeeltelijk vergoed worden door dikkere zaden.

Anderzijds vermindert het gewicht der korrels van de top der pluim naar de basis en zijn de eerst gevormde pluimen zwaarder dan de volgende.

Het feit dat zware korrels door hun grotere reserve aan voedingsstoffen, sneller en sterkere zaailingen zouden geven werd bestudeerd maar geloofend. De reserven van het zaad worden meestal niet volledig opgebruikt.

Er werd gezocht naar variëteiten met een 1.000 korrelgewicht hoger dan 30 grammen evenzeer om produktiedoeleinden als om technologische redenen, zodat, bij het verkrijgen van deze eigenschap, een dubbel doel wordt bereikt.

Samengevat mag gezegd worden dat de padieproduktie in zekere mate rechtstreeks afhankelijk is van de uitstoeling en van het gewicht der pluim (dichtheid x korrelgewicht). Bij het uitlezen der bas - taarden is echter voorzichtigheid geboden daar rekening moet gehouden worden met de variabiliteit dezer factoren. In hoofdstuk III zullen we nagaan of door toepassing van de kwantitatieve ontledingmethoden meer klaarheid komt in de overerving dezer eigenschappen.

Daarbij mag niet vergeten worden dat de fysiologie der plant (vermogen van het opnemen van voedsel, het assimileren en het verdampen). waarschijnlijk de grote rol speelt bij de produktie.

Deze studies zijn echter zeer tijdrovend en ingewikkeld zodat men dan toch meestal aangewezen is op de fenotypische eigenschappen die de resultante zijn van de wisselwerking tussen het genotype en het milieu.

- c. Lengte der halmen en legervastheid : Planten met kort en dik stro vertonen een grote legervastheid en daar het stro geen belang heeft in Kongo is een korte strolengte gewild. Deze eigenschap is echter zeer moeilijk te verkrijgen daar men naar variëteiten zoekt met lange vegetatieperiode die in Kongo de hoogste produktie leveren. De correlatiecoëfficiënt tussen opbrengst en lengte der halmen in Kongo <sup>18</sup> 0,54 (Pelerents 61).

Volgens Hayes & Garber (30) en Matsuura (48) zijn lange halmen dominant over korte halmen.

Indien de zaaidichtheid, de grondvruchtbaarheid en vooral het tijdstip van toedienen van stikstofhoudende meststoffen de lengte der halmen sterk kan beïnvloeden en



dus onrechtstreeks ook de weerstand tegen het legeren, heeft men aan de hand van kruisingen in Indië kunnen vaststellen dat de legervastheid recessief is en in  $F_2$  in verband staat met uitstoeling en pluimlengte. Selectie op legervastheid is in tropische landen heel moeilijk, daar men waarschijnlijk nooit variëteiten zal vinden die kunnen weerstaan aan rukwinden van bij de 100 km/h., daarbij gevolgd van hevige regenbuien.

De schade die door deze natuurelementen wordt veroorzaakt is volledig afhankelijk van het tijdstip waarop ze zich voordoet. Vóór de bloei richten de halmen zich terug op, bij melkrijpheid der zaden kan de schade zeer aanzienlijk worden door stoornissen in de fysiologie van de plant.

Weinig tijd vóór de volrijpheid zal het legeren alleen de werkprestaties bij de oogst beïnvloeden. Indien bij het legeren de halmen afknikken dan kan de volledige opbrengst verloren gaan; dit komt echter zeer zelden voor.

Naarmate men in Kongo naar intensieve rijstbouw zal overgaan, zal de legervastheid een veel grotere rol spelen, daar de velden uitgestrekter zullen worden en niet meer beschermd zullen zijn door het omringend woud zoals het nu nog het geval is.

Variëteiten uit Japan en Italië ingevoerd vertoonden een zeer grote legervastheid door hun heel kort stro (45 à 50 cm). Of nu deze legervastheid door kruisingen zou over te brengen zijn valt nog uit te maken daar de korte halmen, korte vegetatieduur en zeer lage opbrengsten, tot nu toe het gevolg waren van een slechte aanpassing aan korte daglengten van het tropisch klimaat.

d. Vegetatieduur : Waar de rijstbouw een van de hoofddeelten uitmaakt zoals in het Middenbekken van Kongo, streeft men naar laatrijpe variëteiten (130 à 145 d.) daar men heeft kunnen vaststellen (Pelerents 61) dat



bij droge rijstbouw een hoge correlatie coëfficiënt ( $\pm 0,76$ ) bestaat tussen de totale regenneerslag gedurende de vegetatieduur en de opbrengst.

Daarbij komt dat het groot regenseizoen gevolgd wordt door het groot droogseizoen, zodat het niet alleen aangewezen is de teelt zoveel mogelijk van de regenperiode te laten genieten, maar dat het ook van belang is te kunnen oogsten in het begin van het droogseizoen.

De kansen van verhitting van het graan zijn dan tot een minimum herleid en er dienen daarbij geen speciale inrichtingen gebruikt te worden voor het drogen.

Voor de randstreken van het Middenbekken waar katoen de hoofdcultuur is, werd gezocht naar vroegrijpe variëteiten, om het katoen nog op tijd te kunnen uitzaaien. De vegetatieduur mocht in dit geval de 90 dagen niet overschrijden.

De vroegste variëteiten waren afkomstig uit Japan en Italië. Ze werden gevolgd door de Amerikaanse en de Braziliaanse terwijl de late variëteiten uit Zuidoost-Azië kwamen. De langste vegetatieduur ( $\pm 7$  maand) werd bij de Indonesische variëteit "Tjina" opgetekend.

e. Weerstand tegen ziekte en droogte : Men heeft het weerstandvermogen tegen ziekte trachten te verhogen door kruisingen uit te voeren met *O. officinalis* Wall, *O. longistaminata* Chev., *O. latifolia* Dewz. en *O. minuta* Presl.

De voornaamste schimmelziekten die men in Kongo aantreft worden veroorzaakt door *Piricularia oryzae* en *Helminthosporium oryzae* (Van der Weyen 81).

Deze schimmels verwekken bruine vlekken op bijna alle delen van de plant. Volgens Chiapelli (11) zouden variëteiten waarvan de zaden sterk fluoresceren bij het Wood-licht minder weerstand bieden aan schimmelziekten dan deze met lage fluorescentie. De schimmelziekten worden meestal aangetroffen in een te laattijdig gezaaide cultuur en zijn ook kenmerkend voor ingevoerde variëteiten die slecht aan het milieu zijn aangepast.

Zoals men vroeger heeft doen opmerken is een hoge neerslag zelfs in droge rijstbouw gunstig voor de produktie. Daarom heeft men niet alleen de vegetatieperiodes van het gewas trachten aan te passen aan het regenseizoen maar heeft men daarbij het wortelsysteem bestudeerd in verschillende groeivoorwaarden (Pelerents '62). Langs fysiologische weg (Myttenaere '53) heeft men anderzijds de reden bestudeerd waarom enkele variëteiten zeer regelmatig maar middelmatige opbrengsten geven. Variëteiten waarvan de zaden bij hoge zoutconcentratie kiemen, zouden een grotere zuigkracht bezitten en alzo bij droogteperiodes gemakkelijk het grondwater opnemen. Volgens Akihama (1) is droogteresistentie in verband te brengen met de weerstand der jonge planten aan lage temperatuur.

In werkelijkheid moet voor de droge rijstbouw meer gezocht worden naar variëteiten die een bepaalde hoeveelheid water beter kunnen gebruiken dan naar variëteiten die een lange droogte periode kunnen doorstaan.

Kruisingen met het oog op droogte- en ziekteresistentie werden in Kongo niet uitgevoerd.

Volgens Roger (70) zouden Sclerotiumziekten meer voorkomen bij sterke uitstoeling door de samendrukking der halmen aan de basis van de plant.

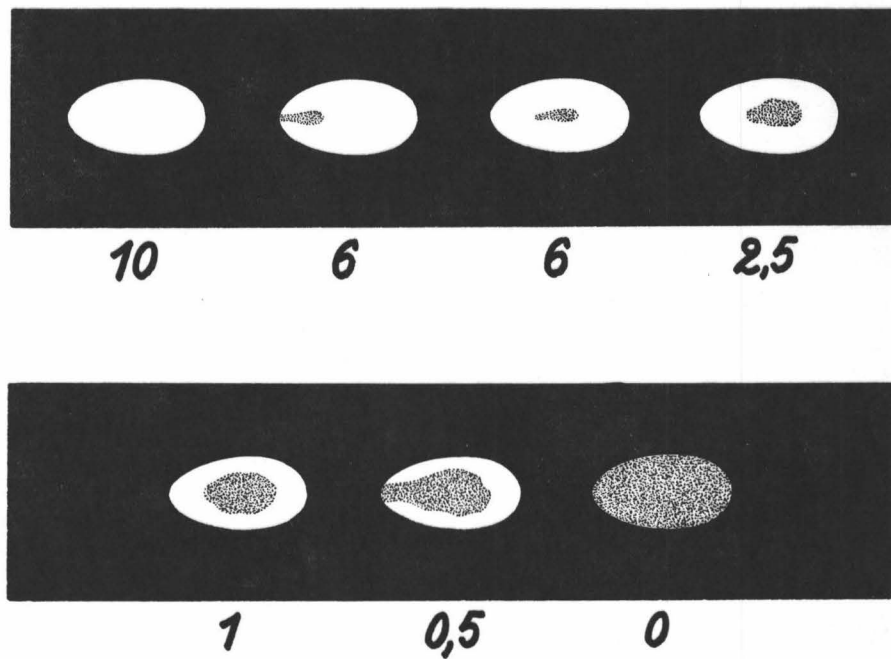
#### 121 Techhologische Eigenschappen.

-----

Onder deze term verstaat men de eigenschappen die de korrel moet bezitten om een zo hoog mogelijke marktwaarde te verkrijgen. De desiderata van de markt kunnen sterk verschillen van land tot land, in Kongo werden deze echter afgestemd op de Europamarkt.

- a. Kleur : Op gebied van kleur zijn de eisen zeer streng. Men verlangt witte rijst. Deze eigenschap levert voor de veredelaar weinig moeilijkheden op voor zover hij bij het kruisen zorgt dat geen van beide partners gekleurd is. Door massaselectie kan deze eigenschap ook zonder veel

**SCHAAL VAN FRANÇOIS VOOR HET METEN  
VAN DE GLAZIGHEID**



**Fig. 3**

moeite bekomen worden daar er weinig gevaar bestaat voor kruisbestuiving en het kenmerk wit recessief is, zodat deze factor snel homozygoot wordt. Deze erfelijke factor is de enige onder de veredelingscriteria die niet bij de kwantitatieve ontleding thuishoort.

- b. Glazigheid : Daar in Kongo de groep van de kleefrijst niet voorkomt zal men alleen handelen over de zetmeelhoudende groep. Het endosperm dat eerst een melkachtig uitzicht vertoont wordt hard bij het rijpen. De caryopsis is dan min of meer glazig en doorschijnend of vertoont een wit krijtachtige vlek van veranderlijke grootte. François (25) heeft een schaal opgesteld waarvan de waardecijfers de glazigheid bepalen (zie fig. 3). Deze schaal werd in Kongo gebruikt. De glazigheid van een variëteit wordt bepaald op een monster van 100 korrels. De glazigheid heeft niet alleen een waarde voor de aantrekkelijkheid van het afgewerkt produkt maar beïnvloedt grotendeels het rendement in de rijstpellerijen en slijperijen zodat deze eigenschap onmiddellijk na de kleur van de caryopsis dient gerangschikt te worden voor de technologische eisen die men aan de variëteiten moet stellen. De glazigheid hangt niet alleen af van de variëteit maar wordt ook beïnvloed door de groeivoorwaarden.

Er werd echter waargenomen (Capot 10) dat alle variëteiten in drie welbepaalde klassen konden ondergebracht worden en dat het milieu nooit bij machte was een variëteit van klas te doen veranderen. Deze klasgrenzen zijn de volgende 0-300, 300-600, 600-1.000.

De correlatie tussen de verhouding lengte en breedte van de korrel en de glazigheid, is voor de Kongolese variëteiten  $+ 0,439$  (INEAC 33) zodat, wanneer die eigenschap diende verbeterd te worden, beroep werd gedaan op "Indica" variëteiten.

Het drogen van padie in de schaduw verbetert de glazigheid doordat de cellen zich langzaam samentrekken en er weinig "suncraks" optreden.

In Kongo werd getracht een gemiddelde glazigheid van 800 te bereiken met een kleine variabiliteit, daar men opgemerkt heeft, dat variëteiten waarvan de glazigheid een kleine spreiding vertoont, minder onderhevig zijn aan de groeivcorwaarden. Variëteiten uit Noord-Amerika bezitten een zeer hoge glazigheid.

- c. Lengte, breedte en dikte van de korrel : Deze eigenschappen zijn binnen bepaalde grenzen afhankelijk van de groeiomstandigheden en van de plaats die de korrel op de pluim inneemt (cfr. 1.000 korrelgewicht).

De jaarlijkse variaties bedragen maximum 15 % terwijl deze door het milieu geïnduceerd gevoelig lager liggen (5 %).

De correlaties tussen de afmetingen (lengte, breedte en dikte) van de korrel en van de caryopsis zijn voor de Kongolese variëteiten zeer hoog (0,921 ; 0,943 ; 0,955). Bij uitheemse variëteiten die voorzien zijn van naalden of van een lange apex is de correlatiecoëfficiënt voor de lengte soms minder uitgesproken. De ineengedrongen bek (Apex) zoals die bij Kongolese variëteiten voorkomt zou een kenmerk zijn van aanpassing aan droge rijstbouw.

De veredelingscriteria op gebied van korrelafmetingen zijn afgestemd op een minimum lengte van 9 mm en op de verhoudingen tussen lengte en breedte en tussen breedte en dikte. Deze verhoudingen worden in volgend paragraaf besproken. De correlatiecoëfficiënt tussen glazigheid en lengte is in Kongo 0,339. Variëteiten uit Madagascar ingevoerd (Vary Lava en Makalioka groep) bezitten de langste korrels.

- d. Verhouding tussen lengte en breedte van de korrel ; Indien enerzijds lengte en breedte variëren volgens de groeiomstandigheden dan blijft de verhouding tussen de lengte en breedte bijna constant. Deze eigenschap wordt gebruikt bij de classificatie der geteelde variëteiten van *Oryza Sativa* L. (Gutchin & Piacco 28 - 65). De proles "Indica" wordt gekenmerkt door een verhouding l/b groter dan 3, de proles "Japonica" door een verhouding kleiner dan 3.



Hoewel beide rassen een gelijk aantal chromosomen bezitten ( $n = 12$ ) zijn ze moeilijk ondereen te kruisen zodat Morinaga (50) denkt dat het aantal genen sterk verschillend is. Bij kruisingen uitgevoerd in Kongo tussen de R 20 ( $1/b = 2,97$ ) en Vary Lava ( $1/b = 3,45$ ) werd 15 % zaadzetting waargenomen terwijl het procent zaadzetting bij kruisingen tussen variëteiten behorende tot dezelfde proles gemiddeld 55 % bedroeg.

Volgens Arrandean (3) is de variabiliteit van ronde korrels ( $1/b = 3$ ) kleiner dan die van lange korrels ( $1/b = 3$ ).

Hier dient bijgevoegd dat zelfs onder gelijke groeivoorwaarden sommige verhoudingen positief worden beïnvloed en andere negatief.

- e. Afwezigheid van naald : De naald is de voortzetting van de centrale nerf van de lemma (onderste kroonkafje).

Volgens Nagao en Takahashi (77) zouden drie genen  $An_1$ ,  $An_2$ ,  $An_3$  de aanwezigheid van de naald bepalen. Volgens Piacco (65) is "benaald" dominant.

In Noord-Vietnam weerstaan de benaalde variëteiten beter aan droogte en koude. De lengte van de naald vermindert van de top naar de basis der pluim.

De enige eigenschap die men aan benaalde variëteiten in Kongo kan toeschrijven is een grotere weerstand aan vogelschade. Anderzijds leveren de naalden enkele moeilijkheden op bij het verwerken in de rijstpellerijen en is de verhouding padie/cargo minder gunstig zodat bij de veredeling zal getracht worden dit kenmerk uit te schakelen. Deze eigenschap zal dus niet onder kwantitatief oogpunt besproken worden.

- f. Rendement in de rijstpellerijen : De technologische hoe danigheden die in voorgaande paragrafen werden beschreven beïnvloeden in grote mate het rendement bij het pellen, slijpen en polijsten. De granulometrische eigenschappen werden trouwens bepaald met het oog op de betere verwerking van padie. Zoals bij de padieproductie is het rendement in



de rijstpellerij afhankelijk van erfelijke hoedanigheden die niet alleen variëren volgens de groeiomstandigheden maar soms ook in onderling verband staan.

In het veredelingsstation te Yangambi werden de procenten cargorijst en geslepen rijst getest aan de hand van een laboratoriuminstelling van het type GUIDETTI - ARTIOLI. Noord-Amerikaanse variëteiten gaven hoge procenten geslepen rijst.

## 122. Culinaire Hoedanigheden.

-----

Zoals de technologische hoedanigheden zijn de eigenschappen voor de keuken steeds afhankelijk van de markt. Buiten de witte kleur zijn een hoog opslorplings- en zwelvermogen zonder aaneen-koeken, de gewenste eigenschappen in landen waar de rijst niet als hoofdvoedsel dient. Onder opslorpinsvermogen verstaat men de hoeveelheid water (in gr) die gedurende het koken door de rijst wordt geabsorbeerd terwijl het zwelvermogen de volumevermeerdering (in  $\text{cm}^3$ ) van de gekookte rijst kenmerkt.

De methode en de toestellen die bij organoleptische proeven werden gebruikt, zijn deze door Borasio L, (6) beschreven.

De smaak en de geur worden rechtstreeks bepaald.

Hoewel de kookeigenschappen veelal afhangen van de manier waarop de rijst wordt klaargemaakt (hoeveelheid water, snelheid en koken) zijn de variëteiten met hoge glazigheid de beste.

-----

### 13. Veredelingsmethodes.

---

Tot in 1933 werd in Kongo weinig aan rijstveredeling gedaan. Wel werden in Kitobola en Eala proefvelden aangelegd en enkele vreemde variëteiten ingevoerd maar zonder veel sukses. Bij de stichting van het NILKO in 1933 werd de afdeling der voedingsgewassen te Yangambi belast met de rijstveredeling, taak die gedurende 27 jaar een der voornaamste werkzaamheden van de Afdeling gebleven is.

Het uitgangsmateriaal bestond uit lokale variëteiten, gekenmerkt door een grote rusticiteit, maar ook door een zeer grote heterogeniteit zodat, in werkelijkheid, meer sprake was van populaties dan van variëteiten. De eerste veredelingsmethode die toegepast werd was <sup>de</sup> massa selectie. Door deze methode kon een groot gedeelte van de rode typen verwijderd worden en werd een zekere graad homogeniteit van het produkt bekomen. De aldus bekomen variëteit Y<sub>3</sub> was klaar in 1936 en kon in het inlands midden verspreid worden. De opbrengst in de proefvelden steeg van 850 kg padie/ha tot 1.400 kg/ha. Uit de plaatselijke populatie werden ook enkele lijnen afgezonderd zoals de Manzano (= geel)

Er werd echter vlug vastgesteld dat deze methodes, uitsluitend toegepast op het bestaand materiaal, weinig kansen zouden bieden tot een nog grotere verbetering van kwaliteit en produktie. De genetische stock die door de Arabieren was ingevoerd, amper 100 jaar geleden, bezat in feite weinig variabiliteit en had in deze korte periode weinig kansen gehad interessante mutanten te leveren. Er werd toen overgegaan tot de invoer van materiaal uit allerlei vreemde landen.

Met het verrijken van het genetisch patrimonium werd doorgegaan tot in 1960. Meer dan 600 variëteiten, populaties, rassen, werden ingevoerd; maar geen één ervan scheen terzelfdertijd, voldoende landbouwkundige en technologische waarde te bezitten, om te kunnen mededingen met het bestaand veredeld produkt.

De kwaliteitsvariëteiten zoals Vary Lava (Madagascar) Rexark (V.S.) geven heel lage opbrengsten in droge rijstbouw terwyl specifieke variëteiten van droge rijstbouw zoals Iguape Cateto (Brazilië) en Elon-Elon (Philippijnen) geen goede kwaliteitseigenschappen bezitten.

Daar noch de groep der bestaande rassen noch deze van de ingevoerde, afzonderlijk genomen, voldoende gunstige vooruitzichten boden, werd besloten over te gaan tot kruisingen tussen rassen van die 2 groepen. Daarenboven dienden de hieruit bekomen variëteiten opnieuw als partner van een nieuwe reeks kruisingen met nieuwe vreemde rassen, zodat bijna uitsluitend aan cumulatieve kruisingen werd gedaan.

De veredelingsmethode die na de kruisingen wordt gevolgd is de pedigreeteelt.(1). Om redenen van tijdsbesparing worden de eerste twee generaties op bevroede velden uitgezaaid zodat met het seizoen geen rekening wordt gehouden.(3 in plaats van 2). Vanaf de  $F_3$  worden de lijnen in normale groeivoorwaarden gekweekt zodat men de aanpassingsmogelijkheden ervan kan toetsen. De eenheid waarmee gewerkt wordt is de pluim. De korrels van één pluim worden op één rij uitgezaaid dat 60 à 70 cm van de andere verwijderd is om de kleine kansen van kruisbestuiving uit te schakelen.

De uitlezing gebeurt gedeeltelijk in volle veld en gedeeltelijk in het laboratorium. In volle veld worden, met uitsluiting van uitstoeling en opbrengst, de andere landbouwkundige veredelingscriteria getoetst. De uitstoeling wordt te veel door de grote zaai-afstand beïnvloed om waarde te hebben. In het laboratorium worden de pluimen uitgelezen op lengte, dichtheid, vastheid; verder worden dan enkele korrels onderworpen aan granulometrische testen.

In de  $F_6$  worden perceeltjes aangelegd van 20 à 25 m<sup>2</sup> bestaande, hetzij uit de afstamming van éénzelfde lijn, hetzij uit de verzameling van fenotypische gelijke lijnen. Bij de oogst worden de ongelijke typen geweerd of verwezen naar de verzameling indien bepaalde hoedanigheden interessant schijnen. In de  $F_7$  tot de  $F_9$  worden, in drie opeenvolgende proeven, de opbrengst getest van 40 à 60 lijnen. Na deze proeven worden de 10 à 15 meest opbrengende lijnen overgehouden die in  $F_{10}$  en  $F_{11}$  zowel in het Hoofdstation als in regionale stations op opbrengst worden vergeleken. Ondertussen worden de technologische proeven aangevat om de industriële kwaliteiten te bepalen.

---

(1) In de Internationale Commissie voor de Normalisatie der Termen in de Rijstcultuur wordt linieteelt alleen gebruikt wanneer men alle mogelijkheden van kruisbestuiving uitsluit door de bloeiwijze te isoleren terwijl pedigreeteelt gebruikt wordt wanneer dit niet het geval is.

Eens in het bezit dezer gegevens wordt dan meestal één variëteit vermenigvuldigd en verspreid.

De proeftechniek die bij de vergelijkende opbrengstproeven wordt gevolgd is functie van het aantal variëteiten en van de heterogeniteit van de grond.

Zo gaven "quadrangular" (8 x 8) en rectangular (6 x 7) systemen goede uitslagen voor het vergelijken van een groot aantal lijnen, terwijl voor een klein aantal objecten, het Papadakis (59 a) systeem met zijn lange en smalle percelen de beste resultaten leverde.

Zoals men uit het voorgaande kan merken wordt tegenwoordig de pedigreeteelt stil gelegd vanaf de  $F_6$ . Deze handelwijze is verantwoord door het feit dat men een grote aanpassingsvermogen van de nieuwe variëteit verwacht ten nadele misschien van een grotere opbrengst, die men allicht zou verkrijgen door verder gedreven lijnenselectie en het streven naar sterk gespecialiseerde oekologische variëteiten.

Het schema van de gevolgde veredelingsmethode dient als algemeen te worden begrepen, daar in functie van het materiaal sommige testen kunnen worden uitgeschakeld of dienen bijgevoegd, hetgeen elke kweker wel best zal begrijpen.

Voor nadere beschrijvingen van de veredelingsmethodes en de verwezenlijkte verbeteringen verwijzen we naar Muller J. (52) en Capot J. (10).

-----

#### 14. HETEROSIS.

=====

In een voordracht gehouden aan de Universiteit van Göttingen in juli 1914 spreekt Shull (72) voor het eerst van heterosis. In deze voordracht, pas verschenen in 1922, zegt Shull het volgende :

"Meine Untersuchungen über die Auswirkung von Fremd- und Selbstbefruchtung bei Mais hatten mich schon in 1907 zu dem Schlus geführt, dasz.....die Bastardierung selbst, die Vereinigung ungleicher Elemente, der Zustand der Heterozygotie auf die physiologischen Aktivitäten des Organismus einen stimulierenden Effekt hat, welcher wieder verschwindet sobald eine Weiterzucht die Nachkommenschaften auf homozygote Typen zurückführt..... Die wesentlichen Punkte der Hypothese lassen sich mit allgemeineren Begriffen folgendermassen ausdrücken :

Die physiologische Kraft eines Organismus, wie sie sich in seiner Wachstumsgeschwindigkeit, seiner Wuchshöhe und seiner allgemeinen Robustheit manifestiert, ist positiv korreliert mit dem Grad der Verschiedenartigkeit zwischen dem Gameten, aus deren Vereinigung der Organismus hervorging.....

Um die Vorstellung zu vermeiden, dass alle die genotypische Differenzen, welke die Zellteilung, das Wachstum und andere physiologische Tätigkeiten eines Organismus stimulieren, eine Mendelsche vererbung haben, und auch um der Kürze willen schlage ich vor, anstelle der Ausdrücke, "Stimulus der Heterozygotie" ..... das Wort "Heterosis" anzunehmen".

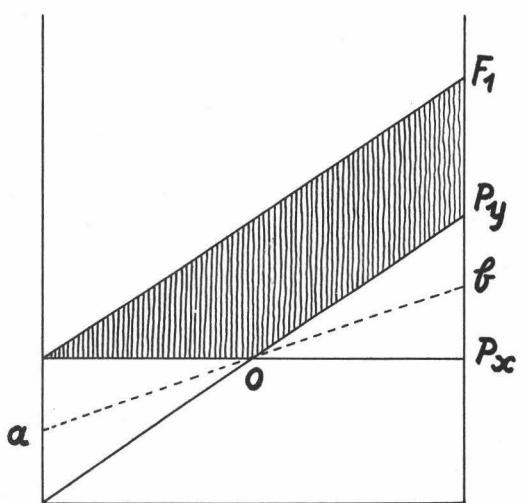
Met de voorstelling van Whaley W.G. (83) dat het begrip "Heterosis" dient beperkt te worden aan de stimulans zelf en onder "Bastaardgroeikracht" de uiting van deze stimulans moet verstaan worden, is Shull (73) het hoegenaamd niet eens. Voor deze laatste auteur is door definitie heterosis de vermeerdering van lengte, opbrengst, groeikracht ..... en hij voegt er aan toe dat : "If there is no such increase, there is no heterosis". Voor het geval dat de  $F_1$  kleiner is dan de kleinste ouder mag volgens dezelfde auteur noch van heterosis noch van negatieve heterosis gesproken worden, maar moeten de termen onderdominantie of transgressiviteit gebruikt worden. Anderzijds is positieve heterosis een tautologie.



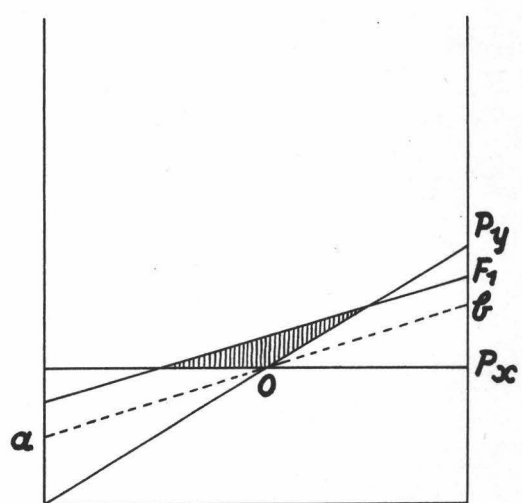
De verschillende hypothesen die men maakt om het heterosisverschijnsel te verklaren zullen hier niet besproken worden, ze kunnen best in hun oorspronkelijke vorm geraadpleegd worden, bij BRIEGER F.G. (7), CASTLE W.E. (12), CROW J. (15), DOBZANSKY Th. (18), EAST E.M. (20), JONES D.F. (37), MANGELSDORF A.J. (45), RICHEY F.D. (67), SHULL A.F. (73) enz. Er dient opgemerkt dat hoewel die hypothesen verschillend zijn, ze elkaar daarom niet altijd uitsluiten.

Over de criteria die bij het vaststellen van heterosis dienen gebruikt te worden zijn de meningen verschillend. De ene nemen als maatstaf het rekenkundig gemiddelde der twee ouders, de andere houden alleen rekening met de grootste ouder.

In graf. 1 en 2 worden deze beide criteria grafisch voorgesteld :  
(SCHNELL)



GRAFIEK 1



GRAFIEK 2

Bij het kruisen van een constante variëteit  $P_x$  met een zeker aantal variëteiten  $P_y$  met stijgende waarde, ( $n_0, n_1, \dots, n_n$ ) komt in graf. 1 de waarde van de  $F_1$  overeen met de theorie der grootste ouder vermits  $F_1 = P_y + P_x$  en in graf. 2 met deze der gemiddelde tussen de ouders daar  $F_1 = \frac{P_x + P_y}{2} + x$  waarin  $0 < x < \frac{P_x + P_y}{2}$



De lijn  $ab$  stelt in de twee gevallen het rekenkundig gemiddelde voor van de twee oudertypen. Indien men als maatstaf het rekenkundig gemiddelde aanneemt dan ziet men dat in het eerste geval de heterosis geleidelijk stijgt in functie van de veranderlijke ouder  $P_y$ , in het tweede geval blijft de heterosis constant. Indien nu enkel rekening gehouden wordt met de grootste ouder (tot het punt  $O$  is dat  $P_x$  en vanaf dat punt  $P_y$ ) dan wordt de heterosis voorgesteld door het gearceerd gedeelte. In het eerste geval een geleidelijke stijging gevolgd door een constante waarde, in het tweede geval een geleidelijke stijging gevolgd door een tragere daling vermits de gearceerde driehoek niet gelijkbenig is. Uit de grafische voorstelling volgt dat in functie van de bastaard en het criterium, de heterosis al dan niet een lineair verloop heeft.

Anderzijds kan uit grafiek 1 en 2 ook afgeleid worden dat in het punt  $O$  (waar de ouders gelijk zijn) geen verschil meer bestaat tussen de twee maatstaven, zodat voor dat geval alle discussies uitgeschakeld zijn.

Benevens de verdedigers van deze twee theorieën bestaat een derde groep auteurs die een compromis aanneemt. In geval van intermediaire overerving van het bestudeerd karakter wordt als criterium het gemiddelde tussen de twee ouders genomen, in geval van dominante overerving wordt de grootste ouder als maatstaf gekozen. Dit compromis kan aangevochten worden daar in de bestudeerde kruising moeilijk kan uitgemaakt worden met welke soort overerving men te maken heeft, zich refereren naar kruisingen die met andere partners plaats vinden, vooral op gebied van kwantitatieve factoren kan ook maar moeilijk gebeuren tenzij men over een zeer groot aantal observaties zou kunnen beschikken.

Indien men de twee theorieën gaat toetsen aan de criteria die in de veredelingspraktijk in voege zijn, dan merkt men dat bij kruisingen uitgevoerd bv. met het doel de produktie te verhogen, men enkel die bastaarden zal uitlezen die de beste ouder overtreffen, de gearceerde oppervlakten in grafiek 1 en 2 stellen dan de "combining-ability" voor. Onafhankelijk van de te kiezen criteria bestaat ook een meningsverschil over het feit of de ouders voor de genen die bastaardgroeikracht vertonen al dan niet homozygoot moeten zijn. Bij de maïskweker komt de gedachte niet op de bastaardgroeikracht van double - cross te betwijfelen zelfs indien de opbrengst van de double - cross meestal lager ligt dan deze van de beide heterozygote single-cross- ouders.

Volgens Brieger F.G. (7) mag in zulk geval van heterosis gesproken worden als de dubbele-bastaard voor een gekozen eigenschap een meerwaarde vertoont t.o.v. het gemiddelde der linies die door inteelt uit deze dubbele bastaard kunnen verkregen worden.

Praktisch gezien is de vergelijking van de dubbele bastaard met zijn heterozygote ouders de enige mogelijkheid.

Shull (72) keurt trouwens deze handelwijze niet af, hij vestigt alleen de aandacht op het gevaar van deze handelwijze.

" Die intermediäre Ausbildung eines Charakters in der  $F_1$  beweist nicht ..... dass Heterosis keine Wirkung auf dieses Merkmal hat, insbesondere wenn die elterliche Stämme komplexe Hybridenmaterialen sind und es daher keine sichere Basis gibt auf welcher der reinerbige (nicht-stimulierte) Zustand eines solchen Merkmals in der  $F_1$  von dem stimulierten Zustand in den Eltern vorherzusagen ist."

Rijst is een bij uitstek zelfbestuivende plant. De variëteiten gebruikt bij kruisingen, hebben meestal een hoge graad van homozygotie bereikt, zodat er niet speciaal aandacht dient geschonken te worden aan de voorwaarde van homozygotie voor het bepalen van de bastaardgroei-kracht. Alvorens over te gaan naar een literatuur overzicht van de heterosis-verschijnselen bij *Oryza sativa* moet nog even de mogelijkheid besproken worden van het constant houden van het heterosiseffect.

Indien men de hypothese van de heterozygotie aanneemt dan gaat de bastaardgroei-kracht na de  $F_1$  natuurlijk verloren. Volgens de factorentheorie waarbij heterosis een normaal geval zou zijn van domiantie, bestaat een theoretische mogelijkheid van de bastaardgroei-kracht te fixeren; de kansen zijn echter heel miniem.

In de veronderstelling dat de factoren die de bastaardgroei-kracht veroorzaken volledig onafhankelijk zijn van elkander zal in  $F_2$  de frequentie van de homozygote dominante plant gelijk zijn aan  $(1/4)^n$ . Zijn er 10 genen aanwezig dan is de kans van het verkrijgen van een homozygoot heterosis individu gelijk aan  $0.95 \cdot 10^{-6}$ . Deze waarschijnlijkheid ligt dus heel laag hoewel men dan nog geen rekening gehouden heeft met het veel voorkomend feit van linkage.

Daar de rijst streng zelfbestuivend is, bestaat ook geen mogelijkheid van op economische wijze een grote hoeveelheid heterosis-zaad te bekomen zoals bij maïs om maar het meest gekend voorbeeld te noemen. In deze laatste vaststelling ligt wel de oorzaak dat aan het vraagstuk van heterosis maar weinig aandacht geschonken

werd in de veredeling van de rijst en dat de sporadische resultaten soms weinig gelijkenis vertonen.

Het wel gekend feit dat heterosis meestal te verwachten is bij kruisingen waarin de oudertypen sterk van elkaar verschillen, wordt, voor de rijst, tegengesproken door Idsumi (32).

Hij is van mening dat de graad van verwantschap tussen de ouders weinig te maken heeft met de kansen op bastaardgroeikracht, daar hij meer heterosis vaststelde bij de nakomelingen van kruisingen uitgevoerd tussen partners van het "Japonica" type dan tussen ouders waarvan de ene behoorde tot het "Japonica" en de andere tot het "Indica" type. Of het ook zo is binnen het "Indica" type wordt niet vermeld.

In volgende tabel worden de gegevens der literatuur samengevat die betrekking hebben op de bastaardgroeikracht bij rijst.

---

UITSTOELING	: Aanwezigheid : Idsumi, Van der Stock (80), Morinaga (50) Jones (37) Brown (8).
	Afwezigheid : Kadam & alt (39).
HCOGTE v/d pl.:	Aanwezigheid : Idsumi, Jones, Morinaga.
	Afwezigheid : Kadam & alt, Opsomer (58) Brown.
PLUIMLENGTE	: Aanwezigheid : Idsumi.
	Afwezigheid : Jones, Kadam & alt, Opsomer, Morinaga.
VEGETATIEDUUR	: Afwezigheid : Brown.
OPBRENGST	: Aanwezigheid : Jones, Opsomer, Morinaga, Brown, Takahashi & Nagao (77).
1.000 KORREL- GEWICHT.	: Afwezigheid : Opsomer, Brown.

---

De begrippen aanwezigheid en afwezigheid verschillen van auteur tot auteur. Zo besluiten enkelen tot aanwezigheid van bastaardgroeikracht wanneer meer dan 50 % der kruisingen die verschijnselen vertonen. Andere wijzen op heterosis zonder het gebruikt criterium of de proeftechniek te vermelden.

## H O O F D S T U K   I I .

---

### Voorbereidende fase der ontleding.

In het tweede hoofdstuk worden vooreerst enkele technische gegevens verstrekt over de kruisingspartners en over het doel van de kruising. Verder maakt men kennis met de 7 eigenschappen waarvan men de overerving zal trachten te bestuderen.

Het oorspronkelijke schema voorzag de ontleding van 11 kwantitatieve en van 2 kwalitatieve kenmerken; door bepaalde omstandigheden ging echter een gedeelte der observaties verloren.

Op het einde van het hoofdstuk wordt gewezen op de noodzakelijkheid van de mecanografische verwerking der waarnemingen.

- - - - -

## 20. Het Studiemateriaal.

In 1957 werd besloten volgende zeer produktieve variëteiten: OS 6, R 20 en Rze 352, te verbeteren op gebied van legervastheid en glazigheid. Daarvoor werden twee variëteiten uit de collectie der Sawahrijst gekozen nl. Rze 248 en Rze 342.

R 20 werd te Yangambi verkregen uit een kruising (1947) tussen een zuivere lijn van lokale oorsprong en een variëteit afgezonderd uit een back-cross tussen een Indische variëteit en de lokale Manzano.

Rze 352 werd einde 1951 ingevoerd uit Brazilië onder de naam Iguape Cateto.

OS 6 werd te Yangambi gewonnen uit een kruising (1950) tussen de R 70 en R 31. De R 70 en R 31 werden eveneens verkregen door kruisingen tussen Indische variëteiten en zuivere lijnen van lokale oorsprong.

Rze 248 werd in 1949 ingevoerd uit de Verenigde Staten van Amerika onder de naam Rexark (kruising tussen Rexoro en Arkansas)

Rze 342 werd in 1951 ingevoerd uit Madagascar onder de naam Vary Lava nr. 12.

Voortaan zullen deze variëteiten respectievelijk door de letters A, B, C, D, E, gekenmerkt worden.

Het oorspronkelijk kruisingsschema zag er als volgt uit :

A x D	-
A x E	01
B x D	02
B x E	03
C x D	04
C x E	05

Uit de kruising A x D werden slechts enkele misvormde zaden verkregen zodat deze kruising niet kon ingeschakeld worden in deze studie.



De kruisingen werden, te beginnen met A x E om mecanografische redenen, als volgt genummerd 01, 02, 03, 04, 05. Deze nummering zal van nu af aan als referentie gebruikt worden.

Het zaaigoed der ouderplanten werd uit het midden der collectieperceeltjes genomen om eventuele kruisbestoven planten uit te schakelen. Daar de 5 partners vanaf hun introductie of vanaf hun ontstaan gedurende minstens 15 generaties aan zelfbestuiving zijn onderworpen geweest, mag men aannemen dat zij alle een hoge graad van homozygotie bereikt hebben, zelfs de laatst geboren variëteit CS 6.

De  $F_1$  van de 5 kruisingen werd op afzonderlijke perceeltjes gekweekt terzelfertijd als de ouders ( $P_1^+$  en  $P_2^+$ ). Er werd geen speciaal proefschema gevolgd maar men zorgde ervoor een homogeen proefveld uit te kiezen.

Niet alle door kruising bekomen zaden ( $F_1$ -korrels) werden hetzelfde seizoen uitgezaaid. Inderdaad van elke kruising werden enkele  $F_1$ -korrels overgehouden om deze samen met  $P_1^{++}$ ,  $P_2^{++}$  en  $F_2$ -korrels in eenzelfde seizoen te verbouwen en alzo de eventuele milieuinteractie te bepalen. Van elke  $F_1$ -plant werd een pluim gekozen waarvan het zaad op een rij van 5 meters uitgezaaid werd, tezamen met de ouders en de  $F_1$ -korrels ( $F_1^+$ ). Om eventuele abnormaliteiten in de kruisingsprodukten te kunnen opsporen werden de  $F_1$  pluimen niet gemengd maar werd van elke  $F_1$  pluim ( $F_2$ -korrels), zoals voor de voorgaande generatie ook zaad ( $F_2^+$ ) overgehouden om dit tezamen met de  $F_3$  en de ouders te kunnen verbouwen. Van elke  $F_2$  lijn, werd het zaad ondereen gemengd en een deel ervan op een rij van 5 meters uitgezaaid te samen met de ouders en de  $F_2^+$ .

De volgende tabel stelt deze doenwijze schematisch voor :

Seizoenen.	Verbouwde genraties.	Reservemateriaal.
1957 b	Parentale type ( $P_1 + P_2$ )	
1958 a	$P_1^+ + P_2^+ + F_1$	$F_1^+$
1958 b	$P_1^{++} + P_2^{++} + F_1^+ + F_2$	$F_2^+$
1959 a	$P_1^{+++} + P_2^{+++} + F_2^+ + F_3$	



In deze tabel is:

$$P_1 = P_1^+ + M_1 = P_1^{++} + M_2 = P_1^{+++} + M_3$$

$$P_2 = P_2^+ + M_1 = P_2^{++} + M_2 = P_2^{+++} + M_3$$

$$F_1 = F_1^+ + M_2$$

$$F_2 = F_2^+ + M_3$$

waarin  $M_1$ ,  $M_2$ ,  $M_3$  de respectievelijke invloeden zijn van het milieu 1958 a, 1958 b, 1959 a.

Theoretici zullen met reden doen opmerken dat het beter ware geweest van elke  $F_2$  plant een pluim te nemen in plaats van het zaad van elke  $F_2$  te mengen en daarna te bemonsteren. Praktisch was dit schema echter niet te volgen. Er waren 290  $F_2$  lijnen zodat indien men van elke  $F_2$  plant opnieuw één pluim had uitgezaaid men 7540 rijen zou bekomen hebben hetgeen, afgezien van de verschillende  $P_1$ ,  $P_2$ ,  $F_1$ , een oppervlakte van meer dan 2 ha zou in beslag genomen hebben. Daarbij zou het onmogelijk geworden zijn verschillende eigenschappen met nauwkeurigheid op te meten en de resultaten te verwerken, als men bedenkt zoals verder zal vermeld worden, dat het meten van de korrellengte alleen, 100 waarnemingen vergt.

Anderen zouden er de voorkeur aan gegeven hebben één enkele kruising volledig te zien uitwerken. Er werd aan die mogelijkheid gedacht, maar men verkoos echter de besluiten, die uit deze studie zullen getrokken worden, te steunen op meer dan één enkele kruising.

Men zou ook een derde variante kunnen gebruikt hebben (Kani-Ichi-Sakaï) door de  $F_2$  van elke kruising op perceeltjes uit te zaaien en een aantal pluimen uit te kiezen die dan per rij worden uitgezaaid om de  $F_3$  te bekomen. Door dit schema te volgen verliest men echter de mogelijkheid zich te kunnen steunen op de verscheidenheid van de  $F_2$ . Daarbij levert het bemonsteren van  $F_2$  perceeltjes enkele gevaren bij het uitlezen der pluimen.

Bij het kweken van de  $F_2$  en  $F_3$  werd geen speciaal schema van proeftechniek gevolgd, maar werden om de 10 rijen één van de ouders, betrokken bij de kruising uitgezaaid, alsook het overgebleven zaad van de voorgaande generatie. De rijen waren 5m lang en tussen de rijen werd 60cm gelaten om niet alleen de kansen van kruisbestuiving bijna tot nul te herleiden maar ook om de invloed van de buurrijen uit te schakelen.

De percelen waarop de proeven plaats grepen hadden gedurende drie jaren onder grasbraak gestaan. Het gras (*BRACHYARIA MUTICA*) was gedurende die periode met regelmatige tussenpozen door een brushcutter afgereden zodat door het ploegen een zekere homogenisatie van de grond plaats greep door incorporatie van de laag compost gevormd gedurende die periode. Door het uitzaaien op rijen in plaats van op perceeltjes werd daarenboven de plaatselijke heterogeniteit, een zoveel voorkomend verschijnsel in de Kongolese velden van het Middenbekken, nog getemperd.

## 21. Meten der bestudeerde eigenschappen.

### 210. Afmetingen van de korrel.

De lengte, de breedte en de dikte werden gemeten met behulp van een "palmer" een soort micrometer met wijzerplaat die algemeen in gebruik is in de rijstveredelingscentra. Met dit toestelletje kunnen de metingen uitgevoerd worden tot op 1/100 mm. nauwkeurig. Het minimum aantal metingen om de gemiddelde lengte, breedte en dikte op een tiende mm. na, nauwkeurig te bepalen wordt gegeven door volgende formule:

$$N = \left( \frac{2 S}{2 S_m} \right)^2 \quad (1)$$

Waarin  $N$  = minimum aantal metingen

$S$  = standaardafwijking

$S_m$  = middelbare fout op het gemiddelde

Indien de waarde  $2 S_m$  vervangen wordt door de nagestreefde grens (0,1 mm) dan is de waarschijnlijkheid, dat alle gegevens zullen begrepen zijn tussen het gemiddelde en  $\pm 2 S_m$ , gelijk aan  $P = 0,95$  voor zover  $S$  constant blijft wanneer  $N$  stijgt of daalt. De formule (1) wordt dan :

$$N = \left( \frac{2 S}{0,1} \right)^2$$

De standaardafwijkingen en de drie afmetingen der korrels van de 5 ouders worden in volgende tabel gegeven. De metingen werden uitgevoerd op een monster van 100 korrels.

	A	B	C	D	E
Gem. lengte	8,92 mm	8,94 mm	9,38 mm	8,79 mm	8,09 mm
S	0,608	0,554	0,607	0,514	0,404
Gem. breedte	2,94 mm	3,28 mm	3,07 mm	2,59 mm	2,57 mm
S	0,250	0,277	0,176	0,159	0,154
Gem. dikte	2,20 mm	2,33 mm	2,27 mm	2,04 mm	2,00 mm
S	0,157	0,184	0,116	0,124	0,099

In volgende tabel wordt het minimum aantal metingen gegeven die nodig zijn om de drie gemiddelden op de eerste decimaal na, nauwkeurig te bepalen.

	A	B	C	D	E
Lengte	148	121	144	104	65
Breedte	25	30	12	10	9
Dikte	10	13	5	6	4

Uit deze cijfers mag besloten worden dat voor de variëteiten A, B, C en D het meten van 100 korrels niet voldoende is om de korrellengte op 1/10 mm na te bepalen.

Indien men echter nagaat in welke mate de eerste decimaal van de gemiddelde lengten der variëteiten A, B, C en D onnauwkeurig is, dan stelt men vast dat 95% der gegevens (2 Sm) respectievelijk zullen liggen tussen  $8,92 \text{ mm} \pm 0,12$ ;  $8,94 \text{ mm} \pm 0,11$ ;  $9,38 \text{ mm} \pm 0,12$  en  $8,79 \text{ mm} \pm 0,10$ .

Uit deze gegevens mag besloten worden dat men heel dicht de grens van 1/10 mm benadert zonder haar daarom te bereiken.

Zich steunend op deze vaststellingen werd besloten de metingen voor de 5 ouders uit te voeren op 200 korrels, terwijl men voor de  $F_1$ , de  $F_2$  en de  $F_3$  zich moest beperken tot 100 korrels per lijn, om niet gedwongen te zijn meer dan 50.000 bijkomende metingen te doen. Daarbij komt dat voor de  $F_1$  en de  $F_2$  alleen met de totale verscheidenheid rekening wordt gehouden in de formules die de overerving der kwantitatieve factoren moeten helpen opklaren.

Om een grotere nauwkeurigheid te bereiken ware het ook wenselijk geweest de metingen uit te voeren op ontbolsterde rijst daar men daardoor de kleine samendrukkingen der kroonkafjes had vermeden, maar daar de gemeten korrels  $F_1$  en  $F_2$  diende uitgezaaid te worden was het ook niet aangewezen de metingen der  $P_1$ ,  $P_2$  en  $F_3$  te doen op de caryopsis.

Het meten van 100 korrels voor het bepalen van de breedte en de dikte was niet noodzakelijk zoals blijkt uit voorgaande tabel, maar werd toch behouden daar men de eventuele correlaties wilde bepalen tussen deze karakteristieken en de glazigheid.

Verder schijnt het water wel een bijzondere invloed te hebben op de gelijkmatigheid van de korrel daar de variëteiten D en E, die in bevroede rijstvelden werden verbouwd kleinere afwijkingen vertoonden dan de andere ouders, die in droge rijstbouw werden geteeld. De verschillen tussen de variatie-coëfficiënten van seizoen tot seizoen zijn het geringst voor de eerstgenoemde ouders.



### 211. Glazigheid van de korrel.

De glazigheid wordt, zoals vroeger reeds vermeld, gem<sup>e</sup>ten volgens de schaal van FRANCOIS ( fig. 3 ). Honderd korrels worden gehalveerd bij middel van een speciaal toestel (fig. 4 ) en aan de oppervlakte van de witte vlek op de dwarse doorsnede van de korrel wordt een ~~waardecijfer~~ gegeven overeenkomstig de schaal.

Het is vanzelfsprekend dat bij het toekennen van deze waarde-cijfers een zekere subjectiviteit te vrezen is. Om dit nadeel uit te schakelen zijn de laatste jaren toestellen ontworpen gebaseerd op het meten van de lichtterugkaatsing bij het belichten van geslepen rijst. Voor het meten van kleine monsters zijn deze toestellen echter weinig geschikt, daarenboven moeten de metingen uitgevoerd worden op geslepen rijst hetgeen veronderstelt dat men over een monster van minimum 500 g padie per object beschikt om de verschillende machines, gebruikt bij het pellen en slijpen, in functie van de variëteit te kunnen regelen. Voor de oudertypen kan deze methode wel toegepast worden, maar voor de bastaarden was het uitgesloten de nodige hoeveelheid per rij te kunnen oogsten. Bovendien zijn technologische proeven nogal tijdrovend.

Om deze redenen werd besloten verder te werken met de schaal van FRANCOIS vermits testproeven, uitgevoerd om de subjectiviteit van de waarnemers te beoordelen, uitgewezen hadden dat de bekomen gemiddelden voor éénzelfde variëteit nooit meer dan 5% verschillen en de standaardafwijking bijna constant blijft.

De variatie-coëfficiënten der variëteiten A, B, C, (6,98 à 5,84%) liggen hoger dan voor de variëteiten D, E (4,0 à 4,4). De bevoeling schijnt dus niet alleen een invloed uit te oefenen op de verscheidenheid der korrelafmetingen maar ook op deze der glazigheid en dit waarschijnlijk door het regelmatigere verloop van het rijpingsproces.

### 212. Lengte van de pluim.

De lengte van de pluim werd gem<sup>e</sup>ten vanaf de onderste knoop tot de top en uitgedrukt in cm. Er werden 20 metingen uitgevoerd



per rij, met dien verstande dat per plant enkel de pluim van de hoofdstengel uitgekozen werd, en de twee eerste en de twee laatste planten van de rij niet in aanmerking werden genomen, om het randeffekt zoveel mogelijk uit te schakelen. De variatie-coëfficiënt der 5 ouders was begrepen tussen 5,2% en 5,7%. De standaardafwijking overtrof nooit 2,25 zodat men zich mocht tevreden stellen met 20 metingen om de gemiddelde lengte op de centimeter na juist uit te drukken. Op te merken valt dat de kortste gemiddelde pluimlengte van alle ouders in het tweede seizoen werd vastgesteld.

### 213. Hoogte van de plant.

De hoogte der plant werd gemeten van af de wortelkring tot aan de basis van het bovenste blad (vlag) en uitgedrukt in centimeters. Zoals voor de lengte van de pluim werden er 20 metingen uitgevoerd op de hoofdstengel van iedere plant, terwijl de twee eerste en de twee laatste planten van de rij niet opgemeten werden.

De variatie-coëfficiënt der 5 ouders was begrepen tussen 8,7 en 11,1%. De verscheidenheid was dan ook redelijk groot en het aantal metingen volstond niet, om de hoogte op één cm na te bepalen maar wel op 5 centimeters na, daar S nooit groter was dan 10. Men heeft getracht de nauwkeurigheid der metingen op te voeren door per plant benevens de hoofdstengel ook enkele bijhalmen te meten; deze doemwijze gaf een lichte daling der verscheidenheid maar niet in zulke mate, om het aanzienlijk bijkomend werk te verantwoorden. De verschillende ouders werden niet in dezelfde zin beïnvloed door het seizoen, zodat de grond wel een voornamere rol schijnt te spelen.

### 214. Het uitstoelen.

Bij het uitstoelen werd enkel en alleen rekening gehouden met de halmen die bij het oogsten rijpe pluimen droegen. De tellingen werden zoals voor de twee voorgaande kenmerken, beperkt tot 20 planten. Het aantal pluimen was statistisch juist op de eenheid na. De variatiecoëfficiënten waren even groot voor de 5 part-

ners en schommelde rond 10 %. De gemiddeldender variëteiten A, B en C, lagen merkkelijk hoger dan deze der variëteiten D en E, dit feit is in verband te brengen met de hogere produktiviteit der eerstgenoemde ouders.

## 22. Mecanografische hulp bij het verwerken der waarnemingen.

Het totaal aantal gegevens bekomen door de metingen der kwalitatieve eigenschappen bij de 5 ouders, de  $F_1$ ,  $F_2$  en de  $F_3$  bedroeg 241.000 zodat het absoluut noodzakelijk was beroep te doen op de elektronische rekenmethodes om die observaties te verwerken. De bewerkingen werden uitgevoerd op de I.B.M. machines van de Afdeling Biometrie van het N.I.L.K.O. te Yangambi.

De gegevens werden op "Mark-Sensing" kaarten overgeschreven. Daar de 4 eigenschappen van de korrel door 100 metingen bepaald werden en de 3 eigenschappen van de plant door 20, moesten 2 kaarten gebruikt worden om de 2 groepen te scheiden. Men had 62.600 kaarten nodig.

De gebruikte "Mark-Sensing"-kaart telde 80 kolommen en was verdeeld in 9 zones, aangeduid door de eerste letters van het alfabet. De zone A werd gebruikt voor de identificatie van de ouders en de opeenvolgende generaties, de zone B voor de rangnummers, de zone C hetzij voor de lengte van de korrel of deze van de pluim, de zone D hetzij voor de breedte van de korrel of de hoogte van de plant, de zone E hetzij voor de dikte van de korrel of voor de uitstoeling, de zone F voor de glazigheid, de zones G.H.I. voor de identificatie van de pluim.

Eens de gegevens op de "Mark-Sensing" kaarten overgeschreven werden deze automatisch in dezelfde kaart geponst door de reproducerende ponsmachine type 514. Deze machine heeft een snelheid van 100 kaarten per minuut en verwerpt de kaarten op de welke een of andere zone gedeeltelijk of volledig ontbreekt zodat hier een eerste controle gedaan wordt van de mogelijke fouten bij overschrijving.

Na het ponsen gaan de kaarten naar de elektronische sorteermachine type 082 die een snelheid bezit van 36.000/uur. Eerst wordt gesorteerd op zone A dan op I.H.G. en B. De kaarten moesten dus 8 maal door de machine alvorens volledig gerangschikt te zijn daar A twee kolommen telt en B drie. Na het sorteren werden de kwadraten en de produkten van alle gegevens berekend met dien verstande dat de produkten beperkt bleven tot de veranderlijken die per kaart vermeld waren. Voor de eerste groep der gegevens, die betrekking heeft op de korrel eigenschappen, werden dus 4 kwadraten en 6 produkten berekend, voor de tweede groep der eigenschappen 3 kwadraten en 3 produkten. Deze 726.600 bewerkingen werden uitgevoerd door de elektronische rekenende ponsmachine type 604 met een snelheid van 100 kaarten per minuut.

Daar de kwadraten en de produkten op de "Mark-Sensing" - kaart worden geponst waarop de basisgegevens voorkomen, is het noodzakelijk de nodige kolommen er voor vrij te houden. Het was om deze reden dat er per kaart ten hoogste 4 gegevens van 3 cijfers konden opgenomen worden.

Na de berekeningen der kwadraten en der produkten worden de "listings" opgemaakt door de administratie machine type 421. Deze machine drukt de geponste gegevens over op lijsten en maakt de subtotalen en de totalen dezer gegevens. Indien kaart per kaart moet overgedrukt worden dan beloopt de snelheid 100 kaarten per minuut, heeft men enkel de groepstotalen nodig dan stijgt de snelheid tot 150 kaarten per minuut.

Benevens deze lijsten die de basisgegevens leverden voor de verdere statistische berekeningen, werden ook frequentielijsten opgesteld door opnieuw alle kaarten te sorteren op elke veranderlijke (zones C, D, E en F voor de eerste groep, zones C, D, en E voor de tweede groep) en door de administratie-machine in te stellen op de subtotalen per klas. Door deze lijsten was het ook mogelijk de overschrijvingsfouten der honderdtallen en der tientallen op te sporen en te verbeteren. De eventuele fouten gemaakt op de eenheden werden verwaarloosd; hun aantal werd bij middel van een bepaalde bemonsteringstechniek geschat op 1%. Deze verwaarloosde fouten hadden in feite geen invloed op de verscheidenheid, de standaard afwijkingen en de gemiddelden, de drie waarden, die men het meest zal gebruiken in het opzoeken der overlevingsformules.

### H O O F D S T U K   I I I .

---

#### Genetische stellingen en hun toepassingen.

In een korte inleiding wordt het ontstaan der biometrische genetica geschetst; deze mag aangezien worden als het trefpunt tussen de leer van de Genetica volgens Mendelse wetten en deze van de Biometrie waarvan Galton de promotor was.

De integratie dezer beide wetenschappen werd pas een hele tijd later verwezenlijkt door East, Fisher, Wright om maar de pioniers te noemen.

Om in de continue verdeling der gegevens de Mendelse wetten terug te vinden moeten de observaties in een zekere vorm gegoten worden en aan bepaalde voorwaarden voldoen. De gestelde eisen worden te zamen met enkele hypothesen behandeld in de sectie over de keuze van de schaaleenheid.

Eens dat voldaan is aan de voorwaarden van additiviteit der genen en onafhankelijkheid tussen het genotype en het milieu kunnen we aan de ontleding der gegevens beginnen volgens modellen die we telkens bewijzen, ons steunend op erfelijke en biometrische begrippen.

Vooreerst wordt onderzocht in welke mate de statistieken van de eerste graad nl. de gemiddelden en de regressies, ons inlichtingen kunnen verschaffen nopens de overerving der kwantitatieve kenmerken. Vervolgens wordt beroep gedaan op statistieken van de tweede graad om de verscheidenheid te splitsen in haar componenten nl. 1e het erfelijk onveranderlijk, 2e het erfelijk veranderlijk en 3e het niet erfelijk veranderlijk gedeelte (milieu).

De eenvoudigste veronderstellingen worden eerst getest, terwijl in een volgende sectie de invloed van linkage op de voorgestelde formules wordt nagegaan en de nodige aanpassingen aan deze formules worden aangebracht.

Verder wordt de overervingseenheid van de kwantitatieve erfelijkheid door benadering vastgesteld. Het gen, de eenheid van de Mendelse ontleding, wordt vervangen door een ander begrip, nl. de effectieve factor, die in tegenstelling met de eerst genoemde eenheid, door benadering wordt vastgesteld aan de hand van de uitmending en het verschil tussen de ouders. Twee methodes worden voorgesteld om het aantal effectieve factoren te bepalen.

De laatste twee secties handelen over begrippen van rechtstreeks en praktisch belang in de veredeling. Deze zijn de erfelijkheidsgraad en de transgressiegraad.

In elke sectie bespreken we eerst de theorie en de hypothesen op zeer beknopte wijze, om de ontleding van het voorbeeld, dat telkenmale volgt, verstaanbaar te maken. Het spreekt voor zich dat we verplicht waren te kiezen tussen verschillende theoriën en dat het ons onmogelijk was alle te bespreken of zelfs te vermelden.

Stippen we nog aan dat de uitslagen die in de verschillende tabellen worden samengevat niet alle afzonderlijk besproken worden omdat we ons moesten beperken tot de voornaamste besluiten om niet in te lange besprekingen te vervallen.

-----



### 30. ONTWIKKELING DER KWANTITATIEVE ERFELIJKHEID.

---

Vier eeuwen vóór J.C. schreef ARISTOTEELES van Stagira in zijn boek "De voortplanting der dieren" : "Sommigen denken, dat hoewel het sperma een eenheid op zichzelf is, het toch samengesteld is uit een groot aantal bestanddelen. Het kan best vergeleken worden met een mengsel van verschillende sappen, indien men uit dit mengsel put dan is het mogelijk dat men evenveel van alle bestanddelen meekrijgt, maar somtijds heeft men veel van het ene en weinig van het andere, zo komt het dat de nakomelingen het meest lijken aan de ouder waarvan ze het meest meekregen".

Francis GALTON schrijft meer dan 22 eeuwen later in zijn boek "Natural Inheritance" (1889) "We appear, then, to be severally built up of a vast host of minute particles, of whose nature we know nothing, anyone of which may be derived from anyone progenitor, but which are usually transmitted in aggregates, considerable groups being derived from the same progenitor".

Indien enerzijds GALTON mislukte bij het opzoeken van de wetten der erfelijkheid doordat hij een groot gedeelte van zijn observaties besteedde aan het menselijk geslacht met zijn kleine families en slecht gekende afstamming, dan is het anderzijds aan diezelfde onderzoekingen te danken dat de kwantitatieve biologie een zo grote vooruitgang kon maken.

Toen in 1900 Mendels ontledingsmethode werd herontdekt stelde men vast dat deze in tegenstelling met die van GALTON en diens opvolgers PEARSON en WELDON, volledig gesteund was op de studie der frequenties. Er was geen sprake van correlaties tussen verwanten en van variansberekeningen. De statistiek nodig voor de ontleding der gegevens was herleid tot haar eenvoudigste vorm.

Biologen die weinig wiskundig ingesteld waren, keerden GALTON volledig de rug toe en spraken zoals BATESON over "The imposing correlation table into which the biometrical Procrustean fits his array of unanalysed data". PEARSON bleef daarentegen beweren dat Mendels vaststellingen nietige uitzonderingen bleven op de biometrische erfelijkheid met dewelke ze niet in overeenstemming konden gebracht worden.



YULE deed de eerste stap om de twee sterk afgezonderde scholen te verzoenen. Hij opperde de mening dat, indien men het bestaan wilde aannemen van een groot aantal genen met gelijke en additieve werking er geen conflict meer zou bestaan tussen MENDELS erfelijkheid en de continuïteit in de variatie.

In 1909 verscheen van NILSSON-EHLE H. de studie van de pigmentatie der tarwekorrels en van JOHANNSEN W. deze over het korrelgewicht bij bonen. In zijn boek "Elemente der exakten Erblichkeitslehre" toont JOHANNSEN, aan dat erfelijke en niet erfelijke oorzaken verantwoordelijk zijn voor de variatie van het korrelgewicht bij bonen.

Voor het eerst wordt dus de verhouding tussen genotype en fenotype aangestipt; de discontinuïteit van het genotype kan volledig vereffend worden door het milieu, zodat men uiteindelijk een continu verlopend fenotype krijgt. NILSON-EHLE bewijst in zijn studie het bestaan bij tarwe en haver van verschillende factoren, die cumulatieve isomere uitwerkingen bezitten.

De hypothese van de meervoudige factoren werd vooral door EAST en zijn medewerkers en door FISHER gedurende bijna tien jaar onderzocht. Zich steunend op de uitslagen van de biometrici toont FISHER in 1918 aan, dat hun methode kan gebruikt worden om de continue variatie te ontleden in zulke termen dat Mendels dominantiefenomeen kan vastgesteld worden.

De integratie van biometrie en genetica wordt in de jaren twintig verder doorgedreven onder impuls van FISHER en WRIGHT. Een nieuw bewijs voor de overerving der kwantitatieve factoren volgens de normen van MENDEL wordt geleverd door de linkage tussen kwalitatieve en kwantitatieve genen. Deze associatie werd herkend door SAX (71) RASMUSSEN (66) en bewezen door MATHER (46) met zijn proeven op *Drosophila melanogaster*.

Indien de werken van WRIGHT S. en vooral van FISHER gedurende bijna 20 jaar in de vergeethoek werden gelaten en zoals KEMPTHORNE (41) zegt, opnieuw moesten ontdekt worden, dan ligt de oorzaak volgens deze schrijver aan het feit dat de genetici niet bij machte waren de zeer gecondenseerde wiskundige bewijsvoeringen te doorgronden, terwijl MATHER spreekt van een vooroordeel der genetici die de biometrische ontleding als verdacht en

ongerechtvaardigd aanzien.

Of nu de zienswijze van MATHER of KEMPTORNE als geldig moet aangenomen worden, laten we over aan het oordeel van de lezer. Van belang is te kunnen vaststellen, dat heden door het toedoen van talrijke navorsers, de biometrische erfelijkheid bij machte is, door het toepassen van methodes die haar eigen zijn, de continue variatie te ontleden, zodat in feite de wetten van MENDEL nog grotere waarde krijgen.

Tot slot van deze sectie dient nog aangestipt dat de biometrische en de Mendelse ontleding der gegevens, essentieel verschillende resultaten geven daar men door eerstgenoemde ontledingswijze de gemiddelde waarde van alle betrokkene kwantitatieve genen (polygenen naar MATHER) kan bepalen, maar onmogelijk een waarde aan ieder gen afzonderlijk kan toekennen.

---

### 31. DE KEUZE VAN DE SCHAAL.

---

Er wordt heden aangenomen dat een groot deel van de kenmerken der planten erfelijk zijn of het nu gaat over fysiologische, biochemische of morfologische eigenschappen. Door de studie van JOHANSSSEN werd de aandacht gevestigd op het feit, dat het fenotype het produkt is van het genotype en het milieu. De metingen van kwantitatieve factoren weerspiegelen dus de fenotypische waarde van de eigenschap, zo is het ook voor het gemiddelde, de verscheidenheid, de covarians enz.

Indien men de waarde van het genotype wil kennen, moet men het fenotype in zijn verschillende bestanddelen splitsen om te kunnen weten welk bestanddeel erfelijk is en welk niet.

Vermits het ontledingsschema voorgesteld door FISHER, IMMER en TEDIN (24) en verder aangevuld door MATHER (47), gesteund is op de veronderstelling dat de genen additief en onafhankelijk van elkaar zijn, moet de gebruikte schaal dan ook aan deze voorwaarden voldoen. De fenotypische waarden worden echter meestal uitgedrukt in eenheden, die bij het meten van de eigenschap de geschiktste blijken. Zo werden in deze studie bv. de pluimlengte uitgedrukt in centimeters en de korrellengte in millimeters. De vraag is nu of deze gebruikte eenheid  $x$  niet moet omgezet worden in  $\log. x$ ,  $\frac{I}{x}$ ,  $\sqrt{x}$ ,  $x^2$ ,  $\sqrt{\frac{I}{x}}$  enz., wil men aan de twee vooropgestelde voorwaarden voldoen. Het is onmogelijk door analogie de voorkeur te geven aan een of andere omzetting, daar de schaal, gebruikt voor een bepaald kenmerk van een bastaard, niet noodzakelijk geldig blijft voor datzelfde kenmerk bij een andere bastaard. Soms is het zelfs nodig een andere eenheid te kiezen voor eenzelfde kruising wanneer het milieu verandert (POWERS). De schaal die men zal moeten gebruiken voor genetische ontledingen zal dus empirisch moeten opgezocht worden en voldoen aan de voorwaarde, dat de genen, die een kenmerk bepalen, additief en onafhankelijk werken, zodat geen interactie optreedt tussen het milieu en het genotype; de invloed van het milieu moet voor alle genen

van een bepaald kenmerk volledig gelijk zijn.

Praktisch is zulke schaal bijna onmogelijk te vinden, daar het niet uitgesloten is dat elk gen en elk niet-erfelijke factor, door het feit zelf van onderlinge onafhankelijkheid zijn eigen schaal bezit. We mogen echter niet vergeten dat, zoals eerder gezegd, de genetische ontleding niet bij machte is de afzonderlijke werking en eigenschap van ieder gen te bepalen, zodat een schaal, die met het geheel der betrokken genen en niet-erfelijke factoren van een bepaald kwantitatief kenmerk rekening houdt, reeds voldoening schenkt, met dien verstande althans dat deze beperking niet uit het oog mag verloren worden bij verdere ontledingen en besluiten ~~erelaten~~ ~~aan~~.

Er dient nog aangestipt dat de letters die de genen voorstellen in kwantitatieve erfelijkheid niet dezelfde waarde bezitten als in kwalitatieve genetica. Zo stelt A enkel en alleen de allele voor van a en B van b maar met de hoofdletters wordt in geen geval bedoeld dat de allele dominant is.

### 310. Additiviteit der genen.

#### 310 .a Theorie.

Het eerste criterium kan getest worden aan de hand van de gemiddelde waarde ( $\bar{P}_x$ ,  $\bar{P}_y$ ,  $\bar{F}_1$ ,  $\bar{F}_2$ ,  $\bar{F}_3$ ) van de ouders, de  $F_1$  de  $F_2$  de  $F_3$  enz. Indien de genen additief zijn en er geen interactie bestaat, dan mag voor een rekenkundige schaal geschreven worden dat:

$$\bar{F}_1 = \frac{\bar{P}_x + \bar{P}_y}{2}$$

$$\bar{F}_2 = \frac{\bar{P}_x + \bar{P}_y + 2\bar{F}_1}{4}$$

$$\bar{F}_3 = \frac{\bar{P}_x + \bar{P}_y + 2\bar{F}_2}{4} \quad \text{of} \quad \frac{3\bar{P}_x + 3\bar{P}_y + 2\bar{F}_1}{8}$$

daar, in de veronderstelling dat een eigenschap door twee genen wordt beïnvloed en  $\bar{P}_x = AAB\bar{B}$ ,  $\bar{P}_y = aa\bar{b}\bar{b}$ , de waarde van de  $\bar{F}_2$  uit volgend dambord kan afgeleid worden.

AABB ( $\bar{P}_x$ )	AABb ( $1/2\bar{P}_x + 1/2\bar{F}_1$ )	AaBB ( $1/2\bar{F}_1 + 1/2\bar{P}_x$ )	AaBb ( $\bar{F}_1$ )
AABb ( $1/2\bar{P}_x + 1/2\bar{F}_1$ )	AAbb ( $1/2\bar{P}_x + 1/2\bar{P}_y$ )	AaBb ( $\bar{F}_1$ )	Aabb ( $1/2\bar{F}_1 + 1/2\bar{P}_y$ )
AaBB ( $1/2\bar{F}_1 + 1/2\bar{P}_x$ )	AaBb ( $\bar{F}_1$ )	aaBB ( $1/2\bar{P}_y + 1/2\bar{P}_x$ )	aaBb ( $1/2\bar{P}_y + 1/2\bar{F}_1$ )
AaBb ( $\bar{F}_1$ )	Aabb ( $1/2\bar{F}_1 + 1/2\bar{P}_y$ )	aaBb ( $1/2\bar{P}_y + 1/2\bar{F}_1$ )	aabb ( $\bar{P}_y$ )

$$\bullet \text{ of : } \frac{\bar{P}_x + 6(1/2\bar{P}_x) + \bar{P}_y + 6(1/2\bar{P}_y) + 4\bar{F}_1 + 8(1/2\bar{F}_1)}{16}$$

$$\text{of : } \frac{4\bar{P}_x + 4\bar{P}_y + 8\bar{F}_1}{16} \quad \text{of} \quad \frac{\bar{P}_x + \bar{P}_y + 2\bar{F}_1}{4}$$

Voor de volgende generaties kan men hetzelfde schema volgen.

Elk gemiddelde is echter onderhevig aan een bemonsteringsfout, zodat bij het testen van de voorgestelde vergelijkingen, dient rekening gehouden te worden met de verscheidenheid van iedere hoedanigheid.

$$\text{Indien } A = 2\bar{F}_1 - \bar{P}_x - \bar{P}_y$$

$$B = 4\bar{F}_2 - \bar{P}_x - \bar{P}_y - 2\bar{F}_1$$



$$C = 4 \bar{F}_3 - \bar{P}_x - \bar{P}_y - 2 \bar{F}_2$$

$$D = 8 \bar{F}_3 - 3 \bar{P}_x - 3 \bar{P}_y - 2 \bar{F}_1$$

dan is de verscheidenheid :

$$S^2A = 4 S^2\bar{F}_1 + S^2\bar{P}_x + S^2\bar{P}_y \quad (1)$$

$$S^2B = 16 S^2\bar{F}_2 + S^2\bar{P}_x + S^2\bar{P}_y + 4 S^2\bar{F}_1 \quad (2)$$

$$S^2C = 16 S^2\bar{F}_3 + S^2\bar{P}_x + S^2\bar{P}_y + 4 S^2\bar{F}_2 \quad (3)$$

$$S^2D = 64 S^2\bar{F}_3 + 9 S^2\bar{P}_x + 9 S^2\bar{P}_y + 4 S^2\bar{F}_1 \quad (4)$$

Is de schaal aangepast dan zijn de kwantiteiten A, B, C, D enz. gelijk aan nul; rekening gehouden met de bemonsteringsfout. Deze test kan echter waardeloos worden indien door ziekte, besmetting, letale factoren of selectie, de bastaarden abnormaal uitmenden. Zo zijn soort-kruisingen dikwijls moeilijk te ontleden daar door grote verschillen in de chromosomen, sommige bastaarden onleefbaar zijn. Indien de formules (1) (2) (3) en (4) bewijzen dat de genen niet additief zijn, dan moet een andere schaal dan de rekenkundige gebruikt worden. Meestal wordt de logaritmische schaal gebruikt in het geval dat de uitersten der verdelingskurven afwijkingen vertonen. Een vaste regel is echter niet te vestigen en ook niet uit enkele proeven af te leiden. Na het omrekenen der gegevens moet telkens opnieuw de additiviteit getest worden.

Deze omrekeningen zijn nogal tijdrovend en kunnen soms eenzijdige fouten veroorzaken, zodat het aan te raden is de metingen rechtstreeks uit te voeren met de gekozen eenheid. Verder moet men er op letten, dat men bij omrekeningen met de grondgegevens begint, daar om maar twee voorbeelden te noemen, het kwadraat van een som niet gelijk is aan de som der kwadraten evenmin als dat de log. van een gemiddelde gelijk is aan het gemiddelde der logaritmen.

In feite is het zoeken naar een schaal waarin de genen additief zijn en daarenboven onafhankelijk van het milieu (cfr. 311)

veel meer een wiskundige kunstgreep die ons zal toelaten de verdere ontleding op een eenvoudige wijze door te voeren dan een noodzakelijkheid voorgeschreven door de erfelijkheid zelf.

Indien bij het toetsen van de schaal interacties worden vastgesteld dan is het mogelijk verder te werken zonder aanpassing van de schaal en in de ontleding rechtstreeks rekening te houden met de interacties. De ontledingen worden echter zeer ingewikkeld en nemen meer tijd in beslag, zodat de tijd, die men eventueel uitspaart door over de aanpassing van de schaal heen te stappen, verloren gaat.

Daarenboven veronderstelt het werken met interacties een grote wiskundige kennis vermits voor elk geval van interactie nieuwe formules moeten opgesteld en getest worden. Bij KEMP THORNE (41) kan men enkele van deze formules raadplegen die getuigen van grote mathematische aanleg maar die ons daarom niet steeds dichterbij de werkelijkheid brengen dan de meer praktische formules van MATHER (47).

### 310b. Voorbeeld.

Zoals vermeld werden te samen met de  $F_2$  en,  $F_3$  der kruisingen respectievelijk, de ouders met een deel van de  $F_1$  en de ouders met een deel reservezaad van de  $F_2$  geteeld om zoveel mogelijk de invloed van het seizoen te kunnen uitschakelen. Het hieronder aangehaald en uitgewerkt voorbeeld is ontleend aan de metingen der korreldikte van kruising 03.

### Gegevens.

	Varsians	Gemid.		Varsians	Gemid.
$P_1^+$	0,0341	2,326 mm	$F_1$	0,0195	2,149 mm.
$P_1^{++}$	0,0598	2,235 mm	$F_1^+$	0,0164	2,120 mm
$P_1^{+++}$	0,0149	2,179 mm	$F_2$	0,0246	2,168 mm
$P_2^+$	0,0098	2,004 mm	$F_2^+$	0,0259	2,167 mm
$P_2^{++}$	0,0171	1,983 mm	$F_3$	0,0286	2,120 mm
$P_2^{+++}$	0,0106	1,896 mm			

Berekening der kwantiteiten.

	A		B		C		D
2 F <sub>1</sub>	4,298	4 F <sub>2</sub>	8,672	4 F <sub>3</sub>	8,480	8 F <sub>3</sub>	16,960
- 2 P <sub>1</sub> <sup>+</sup>	2,336	- 2 F <sub>1</sub> <sup>+</sup>	4,240	- 2 F <sub>2</sub> <sup>+</sup>	4,334	- 2 F <sub>1</sub> <sup>0</sup>	4,269
- P <sub>2</sub> <sup>+</sup>	2,004	- P <sub>1</sub> <sup>++</sup>	2,235	- P <sub>1</sub> <sup>+++</sup>	2,179	- 3 P <sub>1</sub> <sup>+++</sup>	6,537
		- P <sub>2</sub> <sup>++</sup>	1,983	- P <sub>2</sub> <sup>+++</sup>	1,896	- 3 P <sub>2</sub> <sup>+++</sup>	5,688
	- 0,032		0,214		0,071		0,466

Berekening der afwijkingen.

	S <sup>2</sup> A		S <sup>2</sup> B		S <sup>2</sup> C		S <sup>2</sup> D
4 S <sup>2</sup> F <sub>1</sub>	0,0780	16 S <sup>2</sup> F <sub>2</sub>	0,3936	16 S <sup>2</sup> F <sub>3</sub>	0,4576	64 S <sup>2</sup> F <sub>3</sub>	1,8304
S <sup>2</sup> P <sub>1</sub> <sup>+</sup>	0,0341	4 S <sup>2</sup> F <sub>1</sub> <sup>+</sup>	0,0656	4 S <sup>2</sup> F <sub>2</sub> <sup>+</sup>	0,1036	4 S <sup>2</sup> F <sub>1</sub> <sup>0</sup>	0,0716
		S <sup>2</sup> P <sub>1</sub> <sup>++</sup>	0,0598	S <sup>2</sup> P <sub>1</sub> <sup>+++</sup>	0,0149	9 S <sup>2</sup> P <sub>1</sub> <sup>+++</sup>	0,1341
S <sup>2</sup> P <sub>2</sub> <sup>+</sup>	0,0098	S <sup>2</sup> P <sub>2</sub> <sup>++</sup>	0,0171	S <sup>2</sup> P <sub>2</sub> <sup>+++</sup>	0,0106	9 S <sup>2</sup> P <sub>2</sub> <sup>+++</sup>	0,0954
	0,1219		0,5361		0,5867		2,1315

$$A = - 0,032 \pm 0,349$$

$$B = 0,214 \pm 0,732$$

$$C = 0,071 \pm 0,766$$

$$D = 0,466 \pm 1,460$$

Voor de berekening van D werd het gemiddelde ( $F_1^0$ ) genomen van de  $F_1$  en  $F_1^+$  waarden, vermits gedurende het seizoen dat de  $F_3$  werd gekweekt geen  $F_1$  voorkwam. Voor de verscheidenheid werd hetzelfde principe gevolgd.

In volgende tabellen worden voor de 35 objecten (5 kruisingen x 7 kenmerken) de kwantiteiten met hun standaard afwijkingen gegeven.

Korrellengte.

	01	02	03	04	05
A	- 0,862	0,522	1,252	1,154	0,238
± Sa	1,14	1,51	1,47	1,28	1,44
B	0,974	-0,183	1,408	1,181	-1,119
± Sb	2,94	2,99	2,89	2,54	2,68
C	2,259	0,424	0,712	1,148	1,886
± Sc	2,64	2,49	2,69	2,65	2,60
D	6,981	1,319	3,055	1,968	5,220
± Sd	6,21	4,99	6,58	5,98	5,04

Korrelbreedte.

	01	02	03	04	05
A	0,220	0,698	- 0,081	0,554	0,211
± Sa	0,537	0,560	0,540	0,380	0,456
B	0,342	0,572	0,690	0,155	0,261
± Sb	0,995	1,182	1,200	0,871	0,825
C	0,635	1,338	0,087	0,362	0,353
± Sc	0,853	1,169	1,405	0,705	0,689
D	1,849	3,528	0,695	0,898	1,258
± Sd	1,647	2,264	2,632	1,339	1,276

Korreldikte.

	01	02	03	04	05
A	- 0,152	0,043	-0,032	0,280	0,057
± Sa	0,378	0,455	0,349	0,256	0,288
B	0,126	0,235	0,214	0,080	- 0,088
± Sb	0,705	0,859	0,732	0,831	0,635
C	0,347	0,568	0,071	0,401	0,392
± Sc	0,564	0,665	0,766	0,581	0,440
D	1,128	1,626	0,466	0,989	0,992
± Sd	1,008	1,373	1,460	0,931	0,866

	01	02	03	04	05
A	26,5	- 12,1	10,3	10,0	20,0
± Sa	11,31	8,18	8,29	9,20	9,83
B	- 14,4	- 6,2	- 3,1	- 12,8	- 8,3
± Sb	22,25	17,01	18,46	19,0	19,02
C	3,7	- 4,8	0,14	6,4	2,8
± Sc	22,84	17,86	18,19	19,82	19,05
D	7,0	- 31,9	- 0,8	- 9,1	6,6
± Sd	43,77	34,24	34,65	38,58	37,54

Fluimlengte.

	01	02	03	04	05
A	0,3	0,3	0,3	0,0	1,2
± Sa	3,34	3,27	3,59	3,60	3,43
B	3,2	2,5	6,2	2,0	3,7
± Sb	7,70	7,40	8,18	8,22	7,64
C	4,9	- 2,3	- 1,4	- 1,7	- 1,8
± Sc	8,37	7,78	8,42	8,04	8,31
D	5,9	- 6,4	- 2,0	- 5,5	- 2,9
± Sd	16,03	14,83	16,09	15,31	15,94

Hoogte van deplant.

	01	02	03	04	05
A	- 1,3	1,4	- 2,8	4,2	6,0
± Sa	31,51	22,31	20,73	22,11	20,95
B	- 0,1	5,9	-17,7	11,5	11,9
± Sb	51,96	46,27	42,77	44,18	47,88
C	-24,6	4,1	- 4,9	- 10,9	- 3,1
± Sc	57,87	58,20	43,95	46,04	54,01
D	58,8	15,4	-10,5	- 25,5	- 23,8
± Sd	109,17	101,04	85,76	90,34	103,30



## Uitstoeling.

		01	02	03	04	05
	A	1,3	2,0	0,8	2,2	0,2
±	Sa	1,80	1,86	1,85	1,80	1,48
	B	- 1,3	- 1,1	1,4	- 0,9	- 0,2
±	Sb	3,84	3,80	3,62	4,33	3,24
	C	- 2,0	0,2	0,0	1,7	0,9
±	Sc	4,34	3,73	4,11	4,17	3,70
	D	- 1,1	0,3	- 0,5	3,3	1,0
±	Sd	8,28	7,20	7,80	7,95	7,14

310c. Besluiten.

De hoogste t waarden worden bekomen voor de kwantiteit A in de kruisingen 01 en 05 - glazigheid. Deze zijn respectievelijk 2,34 (26,5:11,31) en 2,03 (20,0 : 9,83) zodat de toegelaten t waarde (2,00 voor  $n = 100$  en  $P 0,05$ ) overschreden wordt. Bij nader onderzoek stelt men echter vast dat voor de twee kruisingen (01 & 05) de gemiddelde  $F_1$  de grootste ouder overtreft. Voor de eerste kruising vindt men 84,1 t.o.v. 80,2 en voor de vijfde kruising 81,2 t.o.v. 80,2. Men zou hieruit kunnen afleiden dat heterosis aanwezig is, hetgeen echter niet het geval is daar het gemiddelde van de grootste ouder niet wezenlijk verschilt van dat der  $F_1$ . Daar nu de andere kwantiteiten B, C en D aan de gewenste voorwaarden voldoen moeten we aannemen dat alleen bij de  $F_1$  interactie aanwezig is. Deze interactie kan enkel uitgelegd worden door het heterozygoot karakter van deze generatie of i.a.w. door intra-allele interactie, die we dominantie noemen.

Deze afwijking is dus enkel een schijnbare inbreuk op het eerste criterium van de schaal. Hetgeen we vragen is dat  $AA = BB = \dots = XX$  of  $aa = bb = \dots = xx$  maar niet dat Aa zou gelijk zijn aan  $\frac{AA+aa}{2}$ . Deze intra-allele interactie zullen we nader trachten te bepalen in sectie 32. Verder moet nog gewezen worden op het feit dat men door het omzetten der grondgegevens in andere eenheden nooit bij mach-

te zal zijn de schijnbare superdominantie van de  $F_1$  te neutraliseren.

In geval van superdominantie der  $F_1$  geeft MATHER (47) een bijkomende test dat gesteund is op het gemiddelde tussen de ouders  $\frac{(P_x + P_y)}{2}$  de  $\bar{F}_1$ , de  $\bar{F}_2$  en de  $\bar{F}_3$ . Indien de genen voldoen aan het criterium van additiviteit dan zullen de gemiddelde waarden der  $F_1$ ,  $F_2$  en  $F_3$  generaties geleidelijk dalen vermits het procent homozygoten door zelfbestuiving zal stijgen.

In geval van onderdominantie heeft men het tegengesteld geval nm.

$$\bar{F}_1 < \bar{F}_2 < \bar{F}_3 < \frac{P_x + P_y}{2}.$$

Voor de twee gevallen die ogenschijnlijk afwijken van additiviteit heeft men respectievelijk voor de  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $F_3$  en  $\frac{P_x + P_y}{2}$  volgende gemiddelden voor 01: 84,1; 76,3; 74,4; 70,8 en voor 05: 81,2; 77,3; 74,3; 71,2; zodat de voorwaarde gesteld door MATHER volledig vervuld is.

Men mag dus annemen dat de ontleding verder zal mogen doorgevoerd worden met de gekozen eenheid, die voor de glazigheid de schaal is van FRANCOIS.

### 311. Onafhankelijkheid tussen het genotype en het milieu.

Het tweede criterium waaraan de schaal moet voldoen om de ontleding mogelijk te maken, is de afwezigheid van interactie tussen het milieu en het genotype. Om deze voorwaarde te testen moet natuurlijk uitgegaan worden van een homogeen genotype zoals alleen zuivere lijnen, klonen of  $F_1$  tussen twee sterk ingeteelde lijnen, bezitten. Anders zou men rekening moeten houden met het veranderlijk genetisch deel (heterozygoten) der splitsende generaties dat tot nu toe onbekend is.

Verschillende methodes kunnen gebruikt worden om dit tweede criterium te testen. Eén ervan bestaat in het berekenen van de correlatiecoëfficiënten tussen de verscheidenheden en de gemiddel-

den. De  $r$  (correlatiecoëfficiënten) mag niet significant zijn daar men anders zou besluiten tot een interactie tussen genen en milieu.

Een tweede methode is gesteund op het vergelijken der verscheidenheden onder mekaar om uit te maken of ze alle tot dezelfde verdeling behoren. In het optimum geval zouden die verscheidenheden niet van elkaar mogen verschillen.

### 311a. Correlatiecoëfficiënten.

Per kenmerk bezitten we 10 gegevens (5 ouders en 5  $F_1$ ), het aantal vrijheidsgraden is dus gelijk aan  $(10 - 8) = 2$ . Volgens de tabel, door FISHER opgesteld voor kleine monsters, mag de correlatiecoëfficiënt voor  $P 0,05$  de waarde 0,6319 niet overschrijden. We kiezen een globale ontleding der 5 kruisingen boven een ontleding per kruising, vermits de voorwaarden voor een groter aantal vrijheidsgraden strenger worden daar de  $r$  waarde kleiner is. Voor één enkele kruising zou er maar één vrijheidsgraad overblijven en mag  $r$  gelijk worden aan 0,9969.

De berekening van correlatiecoëfficiënten is genoegzaam gekend zodat we zonder een voorbeeld te geven, rechtstreeks de correlatiecoëfficiënten voor de 7 eigenschappen in volgende tabel vermelden.

Kenmerken	$r$
Korrellengte	0,509
Korrelbreedte	0,562
Korreldikte	0,226
Glazigheid	0,460
Pluimlengte	0,551
Hoogte van de plant	0,603
Uitstoeling	0,495

Geen enkel correlatiecoëfficiënt wijst op een éézijdige invloed van het milieu op de gemiddelden.

### 311b. Het vergelijken der verscheidenheden.

Indien de verscheidenheden enkel en alleen van het milieu afhankelijk zijn, dan moeten deze, zoals vroeger gezegd, tot eenzelfde verdeling behoren en mogen de verschillen alleen aan het toeval te wijten zijn. Om deze voorwaarde te testen kan men o.m. de Bartlett-test ( 4 ) toepassen.

Andere testen zijn deze van Hartley ( 29 ). v an Cochran ( 13 ) en van Doornbos. (19)

#### b<sub>1</sub>. Bartlett-test.

De formule voorgesteld door Bartlett is de volgende:

$$( V \ln S^2 - \sum V_r \ln S_r^2 ) = \chi_o^2 \quad (1)$$

waarin  $V$  = som van de vrijheidsgraden der groepen.

$V_r$  = de vrijheidsgraad van de groep.

$S^2$  = de gemiddelde verscheidenheid der groepen.

$S_r^2$  = verscheidenheid van de groep.

$\chi_o^2$  = de brutowaarde van  $\chi^2$  dat dient verbeterd te worden indien  $\chi_o^2$  significantief is,  $\chi_o^2$  moet dan gedeeld worden door:

$$C = 1 + \frac{1}{3(k-1)} \left( \frac{1}{V_r} - \frac{1}{V} \right)$$

waarin  $k$  = aantal observaties per proef.

#### b<sub>10</sub>. Voorbeeld

Het hieronder uitgewerkt voorbeeld is ontleend aan de metingen uitgevoerd op de pluimlengte der 5 ouders en der 5  $F_1$  nakomelingen. Daar we met de logarithmen van Brigg werken wordt de formule (1).

$$2,3026 ( V \log. S^2 - \sum V_r \log. S_r^2 ) = \chi_o^2$$

We zullen het voorbeeld uitwerken alsof het aantal vrijheidsgraden verschillend was van groep tot groep en niet de verkorte methode gebruiken die toegepast wordt wanneer het aantal individuen van elke groep gelijk is. De hieronder vermelde methode kan dus in alle gevallen gebruikt worden.

Som der kw. der afwijk.	Vrijheidsgr. Vr.	Varians $S_r^2$	Log. $S_r^2$	Vr. log. $S_r^2$
33,06	19	1,74	0,24055	4,57045
26,41	19	1,39	0,14301	2,71719
38,38	19	2,02	0,30535	5,80165
38,19	19	2,01	0,30320	5,76080
22,61	19	1,19	0,07555	1,43545
35,72	19	1,88	0,27416	5,20904
45,03	19	2,37	0,37475	7,12025
37,81	19	1,99	0,29885	5,67815
45,03	19	2,37	0,37475	7,12025
39,90	19	2,10	0,32222	6,12218
V = 190		19,06		51,53541

$$s^2 = \frac{\sum s_r^2}{n} = \frac{19,06}{10} = 1,906$$

$$\log. s^2 = 0,28012.$$

$$V \log. s^2 = 190 (0,28012) = 53,22280.$$

$$\chi_o^2 = 2,3026 (53,22280 - 51,53541) = 3,88.$$

Het aantal vrijheidsgraden van  $\chi_o^2 = (10 - 1) = 9$  zodat de waarschijnlijkheid van  $\chi_o^2$  ligt tussen P 0,95 en 0,90 en de afwijkingen van de verscheidenheden te wijten zijn aan het toeval.

Voor de andere kenmerken zijn de  $\chi_o^2$  waarden evenmin significantief.

b<sub>2</sub>. Andere testen.

--v--

De test van Hartley heeft een belangrijk voordeel boven deze van Bartlett daar er vrijwel niet moet gerekend worden.

Men toetst of er een verschil bestaat tussen de grootste ver-

scheidenheid en de kleinste. De verhouding dezer twee verscheidenheden mag een zekere grens niet overschrijden.

$$F \text{ (max.)} = \frac{S^2(\text{max.})}{S^2(\text{min.})}$$

HARTLEY heeft een tabel gemaakt waarbij rekening gehouden wordt met het aantal (k) verscheidenheden en met het aantal (n) individuen per populatie. Voor de HARTLEY test moet echter het aantal individuen per populatie gelijk zijn zodat dit als nadeel kan aanzien worden t.o.v. de BARTLETT-test.

De test van HARTLEY toegepast op de pluimlengte wordt :

$$F \text{ (max.)} = \frac{2,37}{1,19} = 1,991$$

Voor n = 19 en k = 10 is F 0,05 ≈ 4,37.

De grootste verscheidenheid mag dus niet verworpen worden.

Voor de testen van COCHRAN en DOORNBOS zijn de berekeningen ook tot een minimum herleid. Ze hebben dus dezelfde voordelen als deze van HARTLEY. Voor de formules verwijzen we naar de auteurs die ook de nodige tabellen geven om de gevonden quotiënt te testen.

### 311c. Besluiten.

De verschillende testen hebben bewezen dat het genotype en het milieu onafhankelijk zijn van elkaar en dit voor de 7 kenmerken en de 5 kruisingen. De tweede voorwaarde nodig om tot de ontleding over te gaan zonder schaaltransformatie is dus volledig vervuld.



### 32. De Gemiddelden.

=====

#### 320. Algemeenheden.

In de veronderstelling dat de gegevens aan de voorwaarden gesteld door de schaal (additiviteit der genen en onafhankelijkheid tussen genen en milieu) voldoen, dan is het mogelijk de verwachte waarden der gemiddelden van de opeenvolgende generaties ener kruising te berekenen.

Laat ons aannemen dat een kenmerk beheerst wordt door twee genen-paren Aa en Bb, dan kan men aan de 9 mogelijke en hieronder vermelde genotypen een bepaalde waarde toekennen waarbij de volgende conventionele waarden aangenomen worden.

$$\begin{array}{lll} AA = 2d_1 & Aa = h_1 + d_1 & aa = 0 \\ BB = 2d_2 & Bb = h_2 + d_2 & bb = 0 \end{array}$$

waarin  $h_1$  respectievelijk  $h_2$  de eventuele dominantiewaarde uitdrukt van de heterozygoot.

	AA	Aa	aa
BB	$2 d_1 + 2 d_2$	$(d_1 + h_1) + 2 d_2$	$2 d_2$
Bb	$2d_1 + (d_2 + h_2)$	$(d_1 + h_1) + (d_2 + h_2)$	$(d_2 + h_2)$
bb	$2d_1$	$(d_1 + h_1)$	0

(Deze symboliek verschilt een weinig van deze gebruikt door FISHER en alt (24) die AA voorstellen door  $+d$ , Aa door  $h$  en aa door  $-d$ ).

Is een zuivere lijn ( $P_x$ ) drager van het genotype AABB en heeft een andere zuivere lijn ( $P_y$ ) als genotype aabb, dan is hun respectievelijk gemiddelde  $(2d_1 + 2d_2)$  en  $(0)$ .  
Het gemiddelde  $\frac{P_x + P_y}{2}$  is dan  $(d_1 + d_2)$ .

Kruist men deze zuivere lijnen dan is de gemiddelde waarde van de opeenvolgende generaties gemakkelijk af te leiden door het dambordsysteem daarbij rekening houdend met het feit dat men met zelfbestuivende planten werkt.

$$\text{Zo is } \bar{F}_1(xy) = (d_1 + d_2) + (h_1 + h_2)$$

$$\bar{F}_2(xy) = (d_1 + d_2) + \frac{1}{2}(h_1 + h_2)$$

$$\bar{F}_3(xy) = (d_1 + d_2) + \frac{1}{4}(h_1 + h_2)$$

$$\bar{F}_\infty(xy) = (d_1 + d_2)$$

De formule wordt voor k factoren en n generaties.

$$\bar{F}_n = \sum_{i=1}^k (d_i) + \frac{1}{2^{n-1}} \left( \sum_{i=1}^k h_i \right)$$

Indien in voorgaande formules:

- 1)  $\sum (h) = \text{nul}$  dan is <sup>de</sup> overerving van de eigenschap intermediair
- 2)  $\sum (h) : \text{positief of negatief en kleiner dan } \sum (d) \text{ dan heeft men gedeeltelijke dominantie.}$
- 3)  $\sum (h) : \text{positief of negatief en gelijk aan } \sum (d) \text{ dan heeft men dominantie.}$
- 4)  $\sum (h) : \text{positief of negatief maar groter dan } \sum (d) \text{ dan heeft men superdominantie of onderdominantie.}$

Vermits in de kwantitatieve erfelijkheid verondersteld wordt dat polygenen de kenmerken beheersen is het natuurlijk niet mogelijk de afzonderlijke waarden  $h_1, h_2, \dots, h_x$  te bepalen, hetgeen gemeten wordt is de  $\sum (h)$  zoals trouwens  $\sum d$  de gemeten waarde van de lijn Px voorstelt. Hieruit blijkt dus opnieuw het essentieel verschil tussen de resultaten die men bekomt door ontleding van wel bepaalde klassen (Mendel) en diegenen die men bekomt door ontleding van een continue variatie. Men meet enkel de gemiddelde dominantie en niet de dominantie van een factor, te meer dat  $h_1$  positief kan zijn terwijl  $h_2$  negatief is.

Uit de formule  $\bar{F}_\infty = (d_1 + d_2)$  blijkt ook dat, bij het kruisen van twee zuivere lijnen, de bastaard, na een zeker aantal zelfbestuivingen en indien daarbij geen selectie (natuurlijke of niet) plaats vindt, het gemiddelde tussen de ouders gaat benaderen en dit des

te sneller naarmate het aantal genen die de eigenschap beïnvloedt kleiner is. Het vergelijken der gemiddelden van de opeenvolgende zelfbestoven generaties zou volgens de voorgestelde formules moeten volstaan om zich te vergewissen van de wet die de bestudeerde eigenschap volgt :

- zijn de gemiddelden der  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $F_n$  gelijk, dan is de factor  $\sum h_i$  nul en is er intermediaire overerving.
- dalen de gemiddelden van generatie tot generatie dan is  $\sum h_i$  positief en is er dominantie der grote waarden.
- stijgen daarentegen de gemiddelden dan is er dominantie der kleine waarden.

In werkelijkheid is het echter zo dat alleen bij homogene generaties ( $P_x$ ,  $P_y$  en  $F_1$ ) het genotype kan bepaald worden door van het fenotype de variatie af te trekken die door het milieu veroorzaakt wordt. Bij splitsende generaties ( $F_2$  en volgende) moeten, zoals in sectie 33 zal besproken worden, de bestanddelen van de variatie ontleed worden alvorens het genotype te kunnen afzonderen.

Daar de verscheidenheid niet alleen afhangt van het milieu maar ook veroorzaakt wordt door de verschillende nieuwe genotypen ontstaan door combinaties der genen.

Br. GRIFFING (27) heeft echter een methode uitgewerkt die gesteund is op de gemiddelden van  $F_1$ 's en  $F_2$ 's indien verschillende bas-taarden, waarvan één ouder gemeenschappelijk, voorhanden zijn of indien diallele kruisingen werden uitgevoerd. Over de methode die toegepast wordt bij diallele kruisingen zal in dit proefschrift niet gehandeld worden daar zulke kruisingen niet werden uitgevoerd. Bij de " $P_1$ - $F_1$ " methode kan men op een veel kleiner aantal individuen werken daar de verscheidenheid bij  $P_1$  en  $F_1$  alleen afhankelijk is van het milieu, terwijl de methode gesteund op de ontleding der verscheidenheid een aanzienlijk aantal waarnemingen vergt. De ( $P_1$ - $F_1$ ) regressie geeft daarenboven snel en gemakkelijk te interpreteren gegevens over de tendens van de overerving der eigenschappen, zodat het mogelijk is van af de  $F_1$  een bepaald veredelingschema te behouden of te herzien.

Volgens GRIFFING biedt de ( $P_1 - F_1$ ) test vooral voordelen daar linkage (zie 34) geen invloed uitoefent op de gemiddelden der generaties, terwijl op de verscheidenheid der splitsende generaties met de mogelijke invloed van linkage dient rekening gehouden te worden.

Het nadeel echter van de ( $P_1 - F_1$ ) test is het ontbreken van gegevens over het aantal genen of beter over het aantal effectieve factoren, over linkage, over genen chromosomen interacties, die door andere methodes soms wel kunnen bepaald worden.

Voortaan zal verondersteld worden dat de verschillende generaties door zelfbestuiving worden verkregen en dat noch uitlezing noch natuurlijke selectie plaats vindt (afwezigheid van letale factoren)

- - - - -

### 321. " $P_1 - F_1$ " regressie.

Om de methode toe te passen die ons voorgesteld wordt door GRIFFING B. moeten we over een zeker aantal  $F_1$  bastaarden ( $F_1(xy)$ ) beschikken, verkregen uit kruisingen tussen een constante ouder ( $P_x$ ) en veranderlijke ouders ( $P_y$ ).

Bestaat er geen interactie tussen het genotype en het milieu en zijn de genen additief zoals steeds verondersteld wordt, dan mogen volgende vergelijkingen geschreven worden.

$$P_x = d_x + m_x \quad (1)$$

$$P_y = d_y + m_y \quad (2)$$

$$F_1(xy) = \frac{d_x + d_y}{2} + h_{x,y} + m_{xy} \quad (3)$$

$$\frac{P_x + P_y}{2} = \frac{d_x + d_y + m_x + m_y}{2} \quad (4)$$

waarin:

$P_x, P_y, F_1(xy)$  = fenotypische waarden voorstellen.

$d_x, d_y$  = het effect der genen in homozygote toestand.

$h_{xy}$  = het effect der genen in heterozygote toestand of het dominantie effect, indien  $h_{xy} \neq 0$ .

$m_x, m_y, m_{xy}$  = invloed van het milieu.

$P_y$  en  $F_1(xy)$  kunnen gesplitst worden in hun respectievelijke componenten zoals uit volgende tabel blijkt:

$F_1(xy)$	$P_y$
$F_1(xa) = \frac{d_x + d_a}{2} + h_{xa} + m_{xa}$	$Pa = d_a + m_a$
$F_1(xb) = \frac{d_x + d_b}{2} + h_{xb} + m_{xb}$	$Pb = d_b + m_b$
$\vdots$	$\vdots$
$F_1(xz) = \frac{d_x + d_z}{2} + h_{xz} + m_{xz}$	$Pz = d_z + m_z$

De afzonderlijke waarden van  $\frac{P_x + P_y}{2}$  kunnen op een gelijkaardige manier gevonden worden

We kunnen nu overgaan tot het berekenen van de varians van

$F_1(xy) ; P_y ; \frac{P_x + P_y}{2} ; \left[ F_1(xy) - \frac{P_x + P_y}{2} \right]$  en van de covarians van  $F_1(xy)/P_y$  door de methode van het verwacht gemiddeld kwadraat (mean square expectation)

We weten dat de verscheidenheden ( $S^2$ ) van een waarde die de som is van verschillende waarden gelijk is aan de som der verscheidenheden van deze waarde verhoogd met de covarians tussen deze waarden twee aan twee genomen.

$$\text{Zij } X = x_1 + x_2 + x_3$$

$$\text{dan is } S^2X = S^2x_1 + S^2x_2 + S^2x_3 + 2\text{cov. } x_1/x_2 + 2\text{cov. } x_2/x_3 + 2\text{cov. } x_1/x_3$$

Om de verwachte waarden (E) van de varians en de covarians der verschillende componenten te bepalen worden volgende veronderstellingen vooropgezet.

$$1) E(d_i - \bar{d}) = E(h_{xy} - \bar{h}_a) = E(m_k) = 0$$

waarin  $i$  = x of y

$k$  = x of y of xy

$\bar{d}$  = is de gemiddelde genotypische waarde der ouders.

$\bar{h}_a$  = is de gemiddelde dominantie waarde van de  $F_1$ 's in de groep.

De verwachte waarden zijn nul vermits men kan schrijven dat:

$$\sum (x - \bar{x}) = \sum x - \sum \bar{x} = \sum x - N \frac{\sum x}{N} = 0$$

$$2) E(d_i - \bar{d})^2 = S_d^2$$

$$E(h_{xy} - \bar{h}_a)^2 = S_h^2$$

$$E(m_k^2) = S_m^2$$

$$3) E(d_i - \bar{d})(h_{xy} - \bar{h}_a) = r \cdot S_d \cdot S_h$$

waarin  $r$  = correlatiecoëfficiënt

$$S_d = \sqrt{S_d^2}$$

$$S_h = \sqrt{S_h^2}$$

$$4) E(d_i - \bar{d})(m_k) = 0$$

$$E(h_{xy} - \bar{h}_a)(m_k) = 0$$

Vermits er geen correlatie mag bestaan tussen het genotype en het milieu.



We zullen nu trachten de verscheidenheid van de  $F_1$ 's te splitsen om alzo de termen  $S^2_d$ ,  $S^2_h$  en  $r$  te schatten.

Stellen we:

- $S^2[F_1(xy)]$  = de varians van de bastaarden  $F_1$  in de groep.
- $S^2(Py)$  = de varians van de variabele ouders in de groep.
- $S^2(\frac{Px+Py}{2})$  = de varians van het gemiddelde tussen de constante ouder en de veranderlijke ouders in de groep.
- $S^2[F_1(xy) - \frac{Px+Py}{2}]$  = de varians van het verschil tussen de baard en de overeenstemmende gemiddelde waarde van zijn ouders.
- $\text{Cov.}[F_1(xy)/Py]$  = de covarians van de bastaarden en hun overeenstemmende veranderlijke ouders.

De verwachte waarden worden dan, rekening gehouden met formules (1) (2) (3) en (4) .

$$1) E\{S^2[F_1(xy)]\} = \frac{1}{4} S^2_d + S^2_h + r.S_d.S_h + S^2_m$$

vermits de genotypische varians van de constante ouder nul is.

$$2) E\{S^2(Py)\} = S^2_d + S^2_m.$$

$$3) E\{S^2(\frac{Px+Py}{2})\} = \frac{1}{4} S^2_d + \frac{1}{4} S^2_m.$$

$$4) E\{S^2[F_1(xy) - (\frac{Px+Py}{2})]\} = S^2_h + (\frac{1}{4}) S^2_m.$$

$$5) E\{\text{cov.}[F_1(xy)/Py]\} = (\frac{1}{2}) S^2_d + r.S_d.S_h$$

vermits alle termen nul zijn met uitzondering van  $E(d_i - \bar{d})^2$  en  $E(d_i - \bar{d})(h_{xy} - \bar{h}_a)$ .

De waarde van  $S^2_m$  wordt rechtstreeks bekomen uit de ontleding van de verscheidenheid der grondgegevens. Ze is gelijk aan de varians van de experimentele fout van de proef gedeeld door het aantal ob-

servaties per ouder of per  $F_1$  bastaard.

De waarde van  $S^2_d$ ,  $S^2_h$  en  $r.S_d.S_h$  kunnen dan gemakkelijk uit bov. venstaande formules afgeleid worden.

Verder is de helling van de regressie tussen de  $F_1$  bastaarden en de veranderlijke ouders:

$$b = \frac{\text{Cov.} [F_1(xy) / P_y]}{S^2(P_y) - S^2_m}$$

de verwachte waarde van deze regressie coëfficiënt is gelijk aan

$$b' = \frac{\frac{1}{2} S^2_d + r.S_d.S_h}{S^2_d}$$

Vervolgens wordt de betrouwbaarheid van de regressie der gemeten waarden nagegaan door een variansontleding die met de regressie, de afwijkingen en de totale verscheidenheid rekening houdt.

Is de afwijking niet wezenlijk dan mag overgegaan worden tot het berekenen der genetische bestanddelen ( $S^2_d$ ,  $S^2_h$ ) zo kan men dan de gemiddelde dominantie der bestudeerde polygenen bepalen met

$$a = \sqrt{\frac{S^2_h}{S^2_d}}$$

waarin het teken van  $a$  bepaald wordt door  $x$  in volgende vergelijking:

$$x = (F_1(xy) - \frac{P_x + P_y}{2})$$

Men spreekt hiervan gemiddelde dominantie daar men anders moet veronderstellen dat de genen die het kenmerk bepalen isodirectioneel moeten zijn d.w.z. dat alle genen van het type AA bij een ouder en alle genen van het type aa bij de andere ouder zouden aanwezig zijn.

De gemiddelde dominantie is wezenlijk verschillend van nul indien

$$F = \frac{\text{var. } F_1(xy) - \left(\frac{Px+Py}{2}\right)}{5/4 S_m^2} > F. \text{ Lim.}$$

Met  $(n-1)$  vrijheidsgraden voor de teller waarin  $n$  = aantal  $F_1$ , en  $n$  vrijheidsgraden voor de noemer waarin  $n$  gelijk is aan het aantal vrijheidsgraden met de welke de verscheidenheid van de fout der grondgegevens werd bepaald. Verder kan ook gebruik gemaakt worden van de correlatiecoëfficiënt ( $r$ ) om te bepalen of de dominantie de richting aanneemt van het doel dat nagestreefd wordt in de veredeling.

### 322. Voorbeelden.

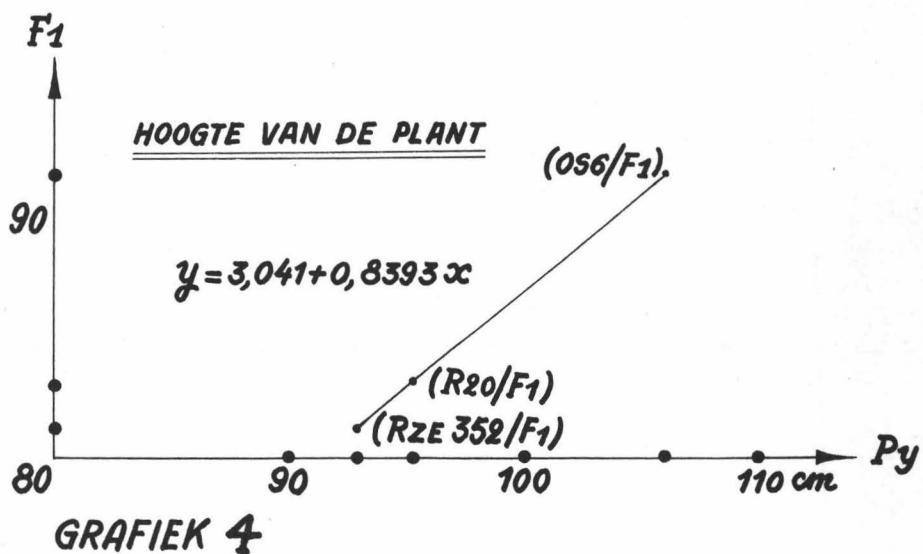
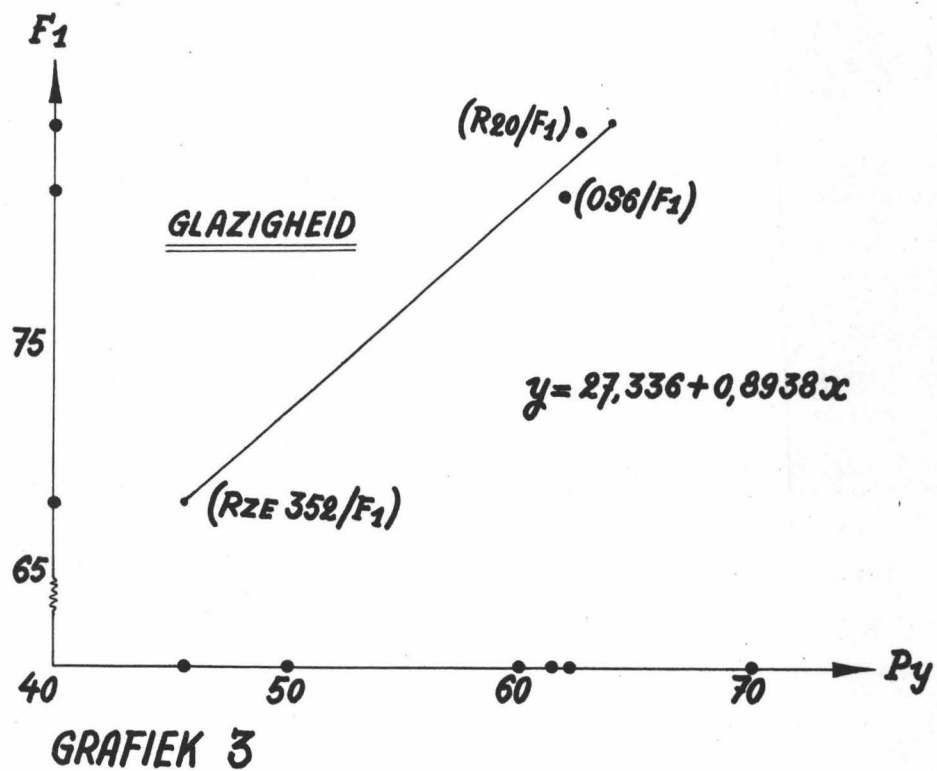
Indien men het kruisingsschema naziet, bemerkt men dat kruisingen 01, 03, 05 een gemeenschappelijke ouder bezitten namelijk Rze 342 (Vary Lava). De andere kruisingen 02 en 04 bezitten ook een constante ouder nm. Rze 248 (Rexark) maar deze laatste groep moet uitgeschakeld worden vermits het onmogelijk is een regressie op te stellen met 2 punten, het aantal vrijheidsgraden van de fout wordt nul.

Anderzijds is het opzoeken van een regressie met drie punten wel mathematisch uit te werken, men veronderstelt echter dat de afwijkingen heel klein zullen zijn daar de  $F$  waarde uit de tabellen van Snedecor voor  $P$  0,05 161 bedraagt en voor  $P$  0,01, 4.052, zodat de regressielijn in feite rechtstreeks en op zicht op een grafiek moet kunnen getrokken worden.

Het uitwerken der voorbeelden hieronder heeft dus meer tot doel de theoretische formules van voorgaande sectie te illustreren en de aandacht te trekken op verschillende voorzorgen die dienen genomen te worden bij het opstellen van de kruisingsschema's indien men denkt deze te ontleden volgens de methode voorgesteld door Br. Griffing. Vermits de kruisingen uitgevoerd werden met het doel de legervastheid en de glazigheid te verbeteren zullen we ons beperken tot de volledige ontleding der regressie voor deze kenmerken. Deze wordt in volgende tabel gegeven.

Regressie van  $F_1$  s op veranderlijke ouders. Tabel 322.

Ouders	Glazigheid				Hoogte van de plant			
	$P_y$	$F_1$	$\frac{P_x+P_y}{2}$	$F_1 - \frac{P_x+P_y}{2}$	$P_y$	$F_1$	$\frac{P_x+P_y}{2}$	$F_1 - \frac{P_x+P_y}{2}$
Px-RRE 342	80.20				72.10			
R 20	61,50	84,10	70,85	+ 13,25	95,40	83,10	83,75	- 0,65
RzE 352	45,70	68,10	62,95	+ 5,15	93,10	81,20	82,60	- 1,40
OS 6	62,20	81,20	71,70	+ 9,50	106,10	92,10	89,10	+ 3,00
Totaal	169,40	233,40		+ 27,90	294,60	256,40		+ 0,95
Variatie	S.K.A.      Verscheidenheid				S.K.A.      Verscheidenheid.			
$P_y$	174,13		87,060		96,26		48,130	
$F_1$	145,34		72,670		67,81		33,905	
$F_1 - \frac{P_x+P_y}{2}$	32,865		16,432		2,88		1,440	
cov. $F_1 / P_y$	155,64		+ 77,820		80,79		40,395	
$b = \frac{77,820}{87,060} = 0,8958$					$b = \frac{40,395}{48,130} = 0,8393$			
Oorzaken	S.K.A.		Varians	F	S.K.A.		Varians	F
Regressie	$\frac{(155,64)^2}{174,12} = 139,12$		139,12		$\frac{(80,79)^2}{96,26} = 67,806$		67,806	
Fout	6,22		6,22	22,37	0,004		0,004	16.951
Tot. var.	145,34				67,810			



Uit tabel n° 322 ziet men dat enkel de regressie op het kenmerk, "Hoogte van de plant" verder mag ontleed worden, de afwijking voor de glazigheid is te groot.

Uit de grafieken 3 en 4 waren trouwens zulke uitslagen reeds te verwachten.

Indien men nu de verwachte  $b'$  waarde bepaalt dan hoeft men eerst de  $S^2_m$  vast te stellen, die zoals men weet gelijk is aan de residuele fout van de ontleding der grondgegevens gedeeld door het aantal metingen per  $F_1$  of  $P_1$ .

De residuele fout kan bepaald worden door de 4 ouders en de 3  $F_1$  bastaarden te ontleden in een blokproef. Dit was mogelijk daar gedurende het seizoen waarin de  $F_1$  werden bekomen, de ouders ook werden uitgeplant in verschillende herhalings. Men heeft gevonden dat

$$S^2_m = 0,6654$$

$$\text{zo is } S^2_d = [\text{var. } P_y - S^2_m] = 48,130 - 0,6654 = 47,4646$$

$$S^2_h = [\text{var. } (F_1(xy) - \frac{P_x + P_y}{2}) - \frac{5}{4} S^2_m] = 1,440 - \frac{0,8317}{0,6083} = 0,6083$$

$$\begin{aligned} r.Sd.Sh &= [\text{var. } F_1(xy) - \frac{1}{4} S^2_d - S^2_h - S^2_m] \\ &= 33,905 - 11,8661 - 0,6083 - 0,6654 \\ &= 20,7652 \end{aligned}$$

$$b' = \frac{r.Sd.Sh + \frac{1}{2} S^2_d}{S^2_d} = \frac{20,7652 + 23,7323}{47,4646} = 0,9374$$

tegenover  $b = 0,8393$  (zie tabel 322)

de gemiddelde dominantie  $a = \sqrt{\frac{0,6083}{47,4646}} = \pm 11,31 \%$

$$\text{daar } \left[ F_1(xy) - \frac{P_x + P_y}{2} \right] > 0 \text{ is } a = + 11,31 \%$$

de waarschijnlijkheid van de gemiddelde dominantie is echter kleiner dan  $P_{0,05}$  daar men heeft dat :



$$F = \frac{\text{var.} \left[ F_1(xy) - \frac{Px+Py}{2} \right]}{\frac{5}{4} S_m^2} = \frac{1,4400}{0,8317} = 1,73$$

terwijl de F waarde voor P 0,05 5,95 zou moeten overtreffen.

### 323. Besluiten.

Wil men gebruik maken der gemiddelden van de  $F_1$  bastaarden om deze te ontleden volgens de methode voorgesteld door Br. GRIFFING, dan is het aan te raden minstens 15 à 20 kruisingen uit te voeren met een gemeenschappelijke ouder, anders loopt men gevaar geen besluiten te kunnen trekken daar het klein aantal vrijheidsgraden weinig afwijkingen toelaat.

Verder is het ook van belang over variabele ouders te beschikken die sterk van elkaar verschillen om een zo uitgebreid mogelijk gedachte te krijgen van de algemene overerving van een karakter x bij een gewas y.

Uit hetgeen vooraftgaat blijkt dat de methode wel gemakkelijk kan gevolgd worden indien de planten zonder veel moeite kunnen gekruist worden, zoals bv. maïs. Is het niet zo dan zal men in de meeste gevallen, ofwel over te weinig bastaarden beschikken om de invloed van het milieu te testen ofwel over te weinig kruisingen om de overerving te bepalen. Br. GRIFFING veronderstelt trouwens dat de overerving van een kenmerk een zekere regelmatigheid vertoont, anders zal de waarde van de genotypische bestaaddelen niet kunnen bepaald worden. Het bepalen van a, (gemiddeld positief of negatief dominantie-effect) gaat alleen op, indien een groot percent der bastaarden dezelfde neiging vertonen, hoewel anderzijds de afwijkende typen juist deze zijn die in bepaalde gevallen moeten overgehouden worden.

We denken hier bv. aan bastaarden die wezenlijk van de regressie zouden afwijken, voor een eigenschap die gezocht wordt.

Anderzijds kan het ook voorvallen dat a niet wezenlijk verschilt van nul doordat de bastaarden evenwichtig verdeeld zijn rond de gemiddelde waarde der veranderlijke ouders. In dit geval zou men kunnen veronderstellen dat de factoren gemiddeld intermediair zijn, hoe-

wel in feite alleen sprake is van twee groepen, de ene zijnde positief dominant, de andere negatief dominant.

In het uitgewerkt voorbeeld ziet men dat de waarde van  $a + 11,31\%$  bedraagt, maar niet wezenlijk is.

Bij nader onderzoek bemerkt men dat de kruising O5 (OS 6 x Rze 342) naar de positieve kant overhelt, terwijl de kruisingen O1 (R 20 x Rze 342) en O3 (Rze 352 x Rze 342) naar de kleinste ouder toegaan. Daar men naar kortere halmen zoekt, met grotere legervastheid, bieden de kruisingen O1 en O3 de grootste kans deze eigenschap te kunnen selecteren in de veronderstelling althans dat de gemiddelde  $F_1$  waarden significant verschillend zijn.

In volgende tabel worden de waarde van  $b$  der 7 kenmerken gegeven ten titel van inlichting.

Eigenschappen	$b$	Waarschijnlijkheid
Korrellengte	0,0125	-
Korrelbreedte	0,0218	-
Korreldikte	0,0150	-
Glazigheid	0,899	-
Pluimlengte	0,785	-
Hoogte v/d plant.	0,839	0,99
Uitstoeling	0,130	-

Samengevat mag gezegd worden dat de methode van ontleding volgens Br. GRIFFING snel nuttige gegevens kan leveren indien men er voor zorgt:

- 1) een redelijk aantal bastaarden in de proef te betrekken.
- 2) de veranderlijke ouders van de bestudeerde eigenschap zo te kiezen dat ze duidelijke verschillen vertonen.
- 3) de genetische bestanddelen naar waarde te interpreteren.

### 324. De $P_1 - F_2$ regressie.

---

Voor de  $F_1$  en voor de zuivere lijnen is de varians alleen aan het milieu te wijten, terwijl voor  $F_2$  en alle andere splitsende generaties rekening moet gehouden worden met nieuwe genotypen die ontstaan door combinatie van genen. Bij de ontleding van de regressie zal dus niet alleen aandacht moeten geschonken worden aan het gemiddelde maar ook aan de varians tussen de planten.

Zich steunend op de symbolen gebruikt in voorgaande paragraaf en op formule (1) mag geschreven worden dat:

$$F_2(xy) = \frac{1}{4} (d_x + m_x) + \frac{1}{4} (d_y + m_y) + \frac{1}{2} \left( \frac{dx}{2} + \frac{dy}{2} + h_{xy} + m_{xy} \right)$$

of

$$F_2(xy) = \frac{1}{2} (d_x + d_y + h_{xy}) + \frac{1}{4} (m_x + m_y) + \frac{1}{2} m_{xy}$$

Indien dezelfde veronderstellingen worden gedaan als voor de  $F_1$  en dezelfde symbolen worden gebruikt voor het bepalen der verwachte waarden dan zijn de varians en de covarians van die waarden:

$$1) E[S^2 F_2(xy)] = \frac{1}{4} S^2 d + \frac{1}{4} S^2 h + \frac{1}{2} r \cdot Sd \cdot Sh + \frac{5}{16} S^2 m$$

$$2) E\left[S^2 \left(F_2(xy) - \frac{Px+Py}{2}\right)\right] = \frac{1}{4} S^2 h + \frac{5}{16} S^2 m$$

$$3) E[\text{cov. } F_2(xy) / Py] = \frac{1}{2} S^2 d + \frac{1}{2} r \cdot Sd \cdot Sh$$

De helling van de regressie tussen  $F_2$  bastaarden en de veranderlijke ouders is:

$$b = \frac{\text{cov. } [F_2(xy) / Py]}{\text{var. } Py - S^2 m}$$

waarvan de verwachte waarde gelijk is aan:

$$b' = \frac{\frac{1}{2} S^2 d + \frac{1}{2} r \cdot Sd \cdot Sh}{S^2 d}$$

Indien de waarschijnlijkheid van de regressiecoëfficiënt wezenlijk is dan kan overgegaan worden tot het brekenen der gemiddelde dominantie die zoals voor de  $F_1$  onder volgende vorm mag geschreven worden:

$$a = \sqrt{\frac{S^2_h}{S^2_d}}$$

deze is wezenlijk verschillend van nul indien

$$F = \frac{4 \times S^2 \left[ F_2(xy) - \frac{Px+Py}{2} \right]}{5/4 S^2_m} > F' \text{ lim.}$$

Voor de  $F_1$ 's werd aangenomen dat  $S^2_m$  kon berekend worden door de experimentele fout van de blokproeven te delen door het aantal planten per  $F_1$  of per  $P_1$ , zodat, indien het aantal gelijk was, volgende gelijkheid kon geschreven worden:

$$S^2_{m_y} = S^2_{m_x} = S^2_{m_{xy}} = S^2_m$$

Het aantal der planten per  $F_2$  is echter meestal groter dan dat van de  $F_1$  zodat voorgaande gelijkheid niet meer opgaat.

De varians van de residuele fout op de  $F_2$  planten moet dan als volgt uitgedrukt worden :

$$S^2_{m_{xy}} = \frac{1}{n} S^2_{m_y} = \frac{1}{n} S^2_m.$$

indien n maal meer planten in de  $F_2$  voorkomen dan in de  $F_1$ .

De uitdrukking der verwachte verscheidenheden worden

$$1) E \left[ S^2_{F_2(xy)} \right] = \frac{1}{4} S^2_d + \frac{1}{4} S^2_h + \frac{1}{2} r.S_d.S_h + \frac{1}{4} \frac{4+n}{4n} S^2_m$$

$$2) E \left\{ S^2 \left( F_2(xy) - \frac{Px+Py}{2} \right) \right\} = \frac{1}{4} S^2_h + \frac{1}{4} \frac{4+n}{4n} S^2_m$$

vermits men heeft dat:

$$F_2(xy) = \frac{1}{2} (d_x + d_y + h_{xy}) + \frac{1}{4} (m_x + m_y) + \frac{1}{2} m_{xy}$$

$$\text{en } s^2_{F_2(xy)} = \frac{1}{4} (s^2_d + s^2_h) + \frac{1}{2} r \cdot s_d \cdot s_h + \frac{1}{16} s^2_{m_{\bar{y}}} + \frac{1}{4} s^2_{m_{xy}}$$

$$\text{of} \quad = \frac{1}{4} (s^2_d + s^2_h) + \frac{1}{2} r \cdot s_d \cdot s_h + \frac{1}{16} s^2_m + \frac{1}{4n} s^2_m$$

$$\text{of} \quad = \frac{1}{4} (s^2_d + s^2_h) + \frac{1}{2} r \cdot s_d \cdot s_h + \frac{n+4}{16n} s^2_m$$

$$\text{of} \quad = \frac{1}{4} (s^2_d + s^2_h) + \frac{1}{2} r \cdot s_d \cdot s_h + \frac{1}{4} \frac{4+n}{4n} s^2_m$$

De genetische bestanddelen worden:

$$s^2_d = s^2_{Py} - s^2_m$$

$$s^2_h = 4 \left\{ s^2 \left[ F_2(xy) - \frac{Px+Py}{2} \right] \right\} - \frac{4+n}{4n} s^2_m$$

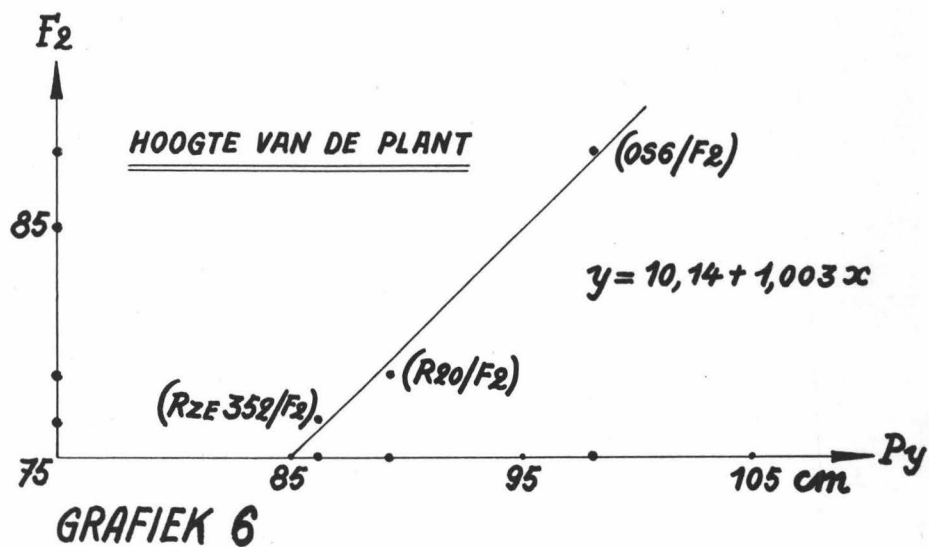
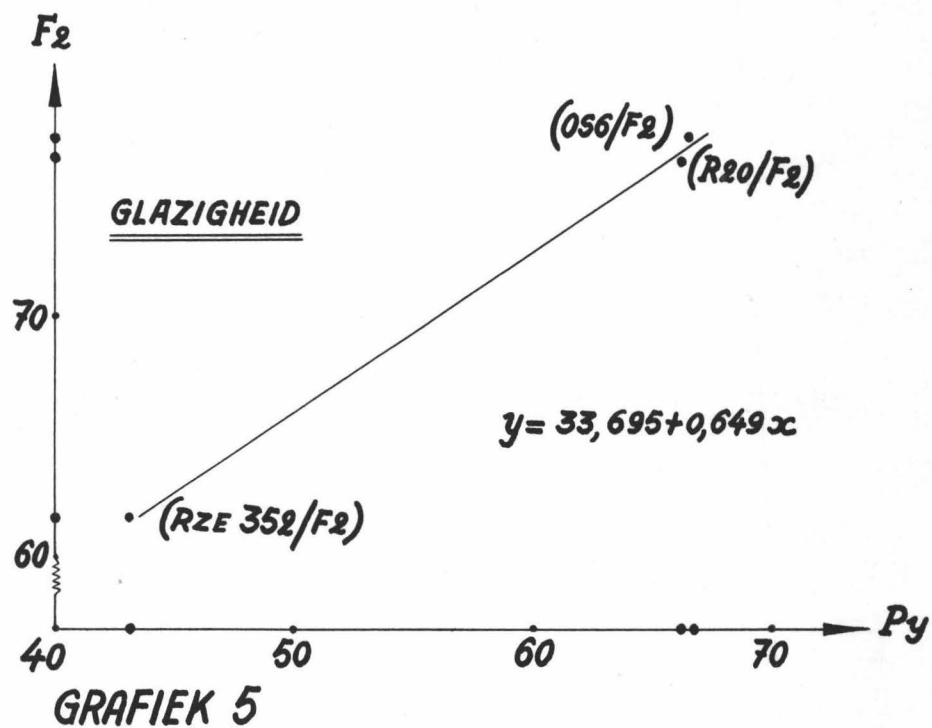
### 325. Voorbeelden.

Zoals voor de  $F_1$  zullen we ons beperken tot het uitwerken der  $F_2$  regressies van glazigheid en hoogte van de plant, van de kruisingen 01, 03 en 05.

De bemerkingen die voor de  $F_1$  gedaan werden zijn voor de  $F_2$  ook geldig zodat het voorbeeld meer moet verstaan worden als illustratie van de theorie dan als bepaling der overerving van de bestudeerde eigenschap daar het aantal kruisingen te klein is.

Ouders	Glazigheid				Hoogte van de plant.			
	Py	F <sub>2</sub>	$\frac{Px+Py}{2}$	F <sub>2</sub> - $\frac{Px+Py}{2}$	Py	F <sub>2</sub>	$\frac{Px+Py}{2}$	F <sub>2</sub> - $\frac{Px+Py}{2}$
Rze 342	82,6				70,3			
R 20	66,6	76,8	74,60	2,20	89,2	78,6	79,75	- 1,15
Rze 352	43,1	61,8	62,85	- 1,05	86,2	76,4	78,25	- 1,85
OS 6	66,3	77,3	74,45	2,85	98,2	88,2	84,25	+ 3,95
Totaal	176,0	215,9		4,00	273,6	243,2		0,95
Varians	S.K.A.		Verscheidenheid		S.K.A.		Verscheidenheid	
Py	365,53		182,76		78,00		39,00	
F <sub>2</sub>	155,17		77,58		78,75		39,37	
F <sub>2</sub> - $\frac{Px+Py}{2}$	1,66		0,831		4,25		2,13	
cov. F <sub>2</sub> /Py	237,32		118,66		78,2 <sup>0</sup>		39,10	
b = $\frac{118,66}{182,76} = 0,649$					b = $\frac{39,10}{39,00} = 1,003$			
Oorzaken	S.K.A.		Varians	F	S.K.A.		Varians	F
Regrèssie	$\frac{(237,32)^2}{365,53} = 154,08$		154,08		$\frac{(78,20)^2}{78,00} = 78,40$		78,40	
Fout	1,09		1,09	141,4	0,35		0,35	224
Tot. Var.	155,17				78,75			





Uit voorgaande tabel kan afgeleid worden dat alleen de regressie van het kenmerk "hoogte van de plant" wezenlijk is vermits de minimum F waarde 165 moet bedragen voor P 0,05. In tegenstelling met de regressie van de  $F_1$ 's wordt de grens P 0,01 niet bereikt. Hetgeen de glazigheid betreft is de afwijking t.o.v. de regressie kleiner geworden maar is nog wezenlijk. Daar de ouders ( $P_y$ ) en ( $P_x$ ) in hetzelfde seizoen werden verbouwd als de  $F_2$ 's werd de regressie berekend zich steunend op de gemiddelde waarde der ouders gedurende dat seizoen. De grafieken 5 en 6 stellen de regressie voor tussen de  $F_2$  en de veranderlijke ouders voor de kenmerken "Hoogte van de plant" en "Glazigheid".

Zoals voor de  $F_1$  werd de residuele fout bepaald. Deze is 4,647 dus merkkelijk hoger dan voor het voorgaand seizoen. De oorzaak is natuurlijk te wijten aan het feit dat men met  $F_2$  gewerkt heeft waarvan alle planten niet hetzelfde genotype bezitten. Vermits de regressie der  $F_2/P_y$  van het kenmerk "Hoogte van de plant" niet buiten de toegelaten grenzen valt, zullen we de verwachte  $b'$  waarde bepalen, samen met de factor  $a$ .

$$\text{daar } S^2_m = 4,647$$

$$\text{is } S^2_d = 39,000 - 4,647 = 34,352$$

$$\text{is } S^2_h = 4(2,13) - 1,515 = 7,005$$

(vermits er 14,40 meer  $F_2$  planten aanwezig zijn)

$$\text{is } \frac{1}{2} r.S_d.S_h = 39,370 - 8,588 - 1,750 - 0,379 = 28,654$$

$$\text{is } b' = \frac{17,176 + 28,654}{34,352} = 1,334$$

$$\text{tegenover } b = 1,003$$

$$\text{de gem. dominantie } a = \sqrt{\frac{7,005}{34,352}} = + 45,15 \%$$

de waarschijnlijkheid van de gemiddelde dominantie is wezanlijk voor P 0,01 daar

$$F = \frac{4 \times \text{var.} \left[ F_2(xy) - \frac{Px+Py}{2} \right]}{5/4 S_m^2} = \frac{4 \times 2,13}{1,515} = 5,668$$

terwijl  $F \text{ lim.} = 4,71$

### 326. Besluiten.

De verwachte regressiecoëfficiënt is duidelijk verschillend van deze die rechtstreeks bepaald werd. De heterozygote typen van de  $F_2$  zijn waarschijnlijk de oorzaak van deze afwijking. De zeer uitgesproken gemiddelde dominantie, is hoogst waarschijnlijk ook te wijten aan het ontstaan van nieuwe genencombinaties waardoor een veel groter gedeelte van de bastaarden naar de dominante kant overhellen. Bij de  $F_1$  regressie was  $a = + 11,13 \%$  en niet wezenlijk, terwijl  $b'$  en  $b$  minder verschillend waren.

Bij nader onderzoek der kruisingen bemerkt men echter dat alleen de kruising 05 (OS 6 x Rze 342) verantwoordelijk schijnt te zijn voor de algemene dominantieneiging van de  $F_2$ . De kruisingen 01 en 03 daarentegen hellen meer naar de kleinste ouder en dit in sterkere mate dan in de  $F_1$ .

Uit voorgaande overwegingen blijkt duidelijk dat men met een klein aantal kruisingen moeilijk besluiten van algemene aard kan trekken door toepassing van de methode voorgesteld door Br. GRIFFING. Hieronder volgen de regressiecoëfficiënten van de 7 kenmerken en dit zoals voor de  $F_1$  ten titel van inlichting.

Eigenschappen	b	waarschijnlijkheid
Korrellengte	0,339	-
Korrelbreedte	0,125	-
Korreldikte	0,529	-
Glazigheid	0,649	-
Pluimlengte	0,224	-
Hoogte v/d plant	1,003	0,95
Uitstoeling	0,666	-

### 33. De verscheidenheid en haar componenten.

---

#### 330. Theorie.

De verscheidenheid van zuivere lijnen en van de  $F_1$  bastaard uit deze lijnen is, zoals we reeds weten, volledig te wijten aan het milieu. Er wordt aangenomen dat de varians onafhankelijk is van de gemiddelden dezer homogene generaties zodat de genotypische varians nul is.

Bij splitsende generaties ( $F_2 - F_3 - F_4$  enz.) is de varians ( $S^2$ ) echter een som van verscheidenheden veroorzaakt door het milieu ( $M$ ), door het erfelijk onveranderlijk genotype ( $g$ ) en door het erfelijk veranderlijk genotype ( $g_1$ ). Deze laatste varians kan op zich zelf gesplitst worden in de verscheidenheid veroorzaakt door dominantie ( $h$ ), linkage ( $l$ ), epistasie ( $e$ ). Daar er geen interactie bestaat tussen het milieu en de andere elementen van de varians mogen we schrijven dat :

$$1) S^2_{P_1} = S^2_{F_1} = S^2_M$$

$$2) S^2_{F_2}, F_3, F_n = S^2_g + S^2_{g_1} + S^2_M$$

$$3) S^2_{F_2}, F_3, F_n = S^2_g + S^2_h + S^2_l + S^2_e + S^2_M$$

In dit hoofdstuk zullen we echter aannemen dat  $S^2_l$  en  $S^2_e$  nul zijn, d.w.z. dat noch linkage noch epistasie optreden. Voorlopig zal dus alleen aandacht geschonken worden aan de additiviteit en dominantie der gen effecten.

Indien de homozygoot dominant  $AA = 2d$ , de heterozygoot  $Aa = d+h$  en de homozygoot recessief  $aa = 0$  dan is de totale varians van de  $F_2$  generatie  $= \frac{1}{2} d^2 + \frac{1}{4} h^2 + S^2_M$ .

Bewijs:  
-----

De  $F_2$  is door het feit van de zelfbestuiving samengesteld uit individuen AA, Aa en aa waarvan de waarschijnlijkste verhouding 1:2:1 zijn.

De gemiddelden waarde van de  $F_2 = \frac{2d + 2(d + h) + 0}{4} = d + \frac{h}{2}$

De som der kwadraten der afwijkingen (S.K.A.) tussen de genotypen is:

$$\begin{aligned} AA &= \left[ (2d) - \left( d + \frac{h}{2} \right) \right]^2 = d^2 - dh + \frac{h^2}{4} \\ 2Aa &= 2 \left[ (d + h) - \left( d + \frac{h}{2} \right) \right]^2 = \frac{h^2}{2} \\ aa &= \left[ - \left( d + \frac{h}{2} \right) \right]^2 = d^2 + dh + \frac{h^2}{4} \\ \hline S.K.A. &= 2d^2 + h^2 \end{aligned}$$

De genotypische varians wordt dus  $\frac{1}{2} d^2 + \frac{1}{4} h^2$ .

Met dezelfde symbolen vindt men dat de totale varians van:

$$F_3 = \frac{3}{4} d^2 + \frac{3}{16} h^2 + S^2_M.$$

Bewijs:  
-----

De  $F_3$  is samengesteld uit 4AA en 4 aa respectievelijk ontstaan uit de AA en aa individuen der  $F_2$ , en uit 2 AA, 4Aa en 2 aa individuen ontstaan uit het heterozygotisch  $F_2$  gedeelte. De waarschijnlijkste verhoudingen zijn dus voor AA, Aa, aa; 6:4:6.

Het gemiddelde  $\bar{F}_3: \frac{6AA + 4Aa + 6aa}{16}$  of  $\frac{12d + 4(d + h)}{16}$  of

$$\bar{F}_3: d + \frac{1}{4} h.$$

$$\begin{aligned}
 \text{De S.K.A. van: } 6AA &= 6 \left[ (2d) - \left( d + \frac{1}{4} h \right) \right]^2 = 6d^2 - 3hd + \frac{3h^2}{8} \\
 4Aa &= 4 \left[ (d + h) - \left( d + \frac{h}{4} \right) \right]^2 = \frac{18h^2}{8} \\
 6aa &= 6 \left[ - \left( d + \frac{h}{4} \right) \right]^2 = 6d^2 + 3hd + \frac{3h^2}{8} \\
 &\quad \frac{12d^2 \quad + \quad 3h^2}{8}
 \end{aligned}$$

De genotypische varians wordt dus:  $\left( \frac{3}{4} d^2 + \frac{3}{16} h^2 \right)$

Met dezelfde symbolen en op dezelfde manier kan bewezen worden dat de totale varians

$$\text{van } F_4 = \frac{7}{8} d^2 + \frac{7}{64} h^2 + S^2_M$$

$$\text{en van } F_n = (2^{n-1} - 1) \left( \frac{d^2}{2^{n-1}} + \frac{h^2}{4^{n-1}} \right) + S^2_M$$

De genotypische varians van de  $F_3$ ,  $F_4$  en  $F_n$  kan gesplitst worden in de varians inter-familie en de varians intra-familie. Onder familie wordt verstaan de groep individuen die gesproten zijn uit een genotype.

$$S^2_{F_n} = S^2_{\overline{F}_n} + \overline{S^2_{F_n}} \quad -(1)$$

De varians inter-familie is te wijten aan de afwijkingen van de gemiddelden der families t.o.v. het algemeen gemiddelde. Voor de  $F_3$  heeft men:

$$S^2_{\overline{F}_3} = \frac{1}{2} d^2 + \frac{1}{16} h^2 + S^2_M$$



Bewijs:

$$\begin{aligned}
 \text{De S.K.A.} &= \frac{(4AA)^2}{4} + \frac{(2AA + 4Aa + 2aa)^2}{8} + \frac{4(aa)^2}{4} - \frac{(6AA + 4Aa + 6aa)^2}{16} \\
 &= 16d^2 + (8d^2 + 2h^2 + 8hd) - (16d^2 + h^2 + 8hd) \\
 &= 8d^2 + h^2
 \end{aligned}$$

De genotypische varians is:  $\frac{8d^2 + h^2}{16} = \frac{1}{2} d^2 + \frac{1}{16} h^2$ .

De varians intra-familie is veroorzaakt door de verscheidenheid binnen de families, het is de gemiddelde varians der verschillende families ontstaan uit de homozygoten en de heterozygoten.

Men kan  $\bar{S}_{F_3}^2$  rechtstreeks berekenen uit formule (1)

$$\bar{S}_{F_3}^2 = \left(\frac{3}{4}d^2 + \frac{1}{16}h^2 + S^2_M\right) - \left(\frac{2}{4}d^2 + \frac{1}{16}h^2 + S^2_{M_1}\right) = \frac{1}{4}d^2 + \frac{1}{8}h^2 + S^2_{M_2}$$

Het kan ook als volgt berekend worden :

$$\begin{aligned}
 \text{S.K.A. van } 4AA &= 4\left(2d - \frac{8d}{4}\right)^2 = 0 \\
 \text{van } 4aa &= 0 \\
 \text{van } (2AA + 4Aa + 2aa) &= 2(2d)^2 + 4(d+h)^2 - \frac{(8d+4h)^2}{8}
 \end{aligned}$$

en de genotypische varians wordt:  $\frac{4d^2 + 2h^2}{16} = \frac{1}{4} d^2 + \frac{1}{8} h^2$

Om nu de varians van het milieu uit te schakelen kan de covarians berekend worden tussen de  $F_3$  families en de  $F_2$  waaruit zij gesproten zijn, daar de afwijkingen van het milieu eenzelfde aantal keer positief en negatief zullen zijn.

$$\text{Cov. } F_3/F_2 = \frac{1}{2} d^2 + \frac{1}{8} h^2$$

Bewijs:

4 families AA van  $F_3$  zijn ontsproten uit 4AA van  $F_2$

2 families AA van  $F_3$  zijn ontsproten uit 2Aa van  $F_2$

4 families Aa van  $F_3$  zijn ontsproten uit 4Aa van  $F_2$

2 families aa van  $F_3$  zijn ontsproten uit 2Aa van  $F_2$

4 families aa van  $F_3$  zijn ontsproten uit 4aa van  $F_2$

De gemiddelde  $\bar{F}_3$  en  $\bar{F}_2$  zijn respectievelijk  $(d + \frac{1}{4} h)$  en  $(d + \frac{1}{2} h)$

De covarians van ieder groep families is in volgorde:

$$\begin{aligned}
 4 \left\{ \left[ (2d) - (d + \frac{1}{4} h) \right] \left[ (2d) - (d + \frac{1}{2} h) \right] \right\} &= 4d^2 - 3hd + \frac{h^2}{2} \\
 2 \left\{ \left[ (2d) - (d + \frac{1}{4} h) \right] \left[ (d + h) - (d + \frac{1}{2} h) \right] \right\} &= hd - \frac{h^2}{4} \\
 4 \left\{ \left[ (d + h) - (d + \frac{1}{4} h) \right] \left[ (d + h) - (d + \frac{1}{2} h) \right] \right\} &= \frac{3}{2} h^2 \\
 2 \left\{ \left[ - (d + \frac{1}{4} h) \right] \left[ (d + h) - (d + \frac{1}{2} h) \right] \right\} &= -hd - \frac{h^2}{4} \\
 4 \left\{ \left[ - (d + \frac{1}{4} h) \right] \left[ - (d + \frac{1}{2} h) \right] \right\} &= 4d^2 + 3hd + \frac{h^2}{2}
 \end{aligned}$$

De covarians  $F_3/F_2$  is dus  $\frac{8d^2 + 2h^2}{16} = \frac{1}{2} d^2 + \frac{1}{8} h^2$ .

Nota:

In het werk van FISHER en alt (24) en in dat van MATHER (47) worden nog andere formules vermeld voor back-crosses en andere mogelijke kruisingsschema's die vooral van toepassing zijn bij planten die gemakkelijk te kruisen zijn. Daar we echter over zulke kruisingen niet beschikken zullen die formules niet overgenomen worden en verwijzen we naar de auteurs voor eventuele raadpleging der toe te passen formules.

In de formules die hierboven bewezen werden kan men, indien  $n$  genenparen, additief en gelijk, de eigenschap beïnvloeden, alle termen  $d^2$  en  $h^2$  vervangen door  $\sum(d^2)$  en  $\sum(h^2)$  en om vereenvoudigingsredenen kunnen  $\sum(d^2)$ ,  $\sum(h^2)$  en  $\sum S^2 M$  respectievelijk vervangen worden door  $D$ ,  $H$  en  $M$  zodat de formules worden:

$$s^2 F_2 = \frac{1}{2} D + \frac{1}{4} H + M$$

$$s^2 F_3 = \frac{3}{4} D + \frac{3}{16} H + M$$

$$s^2 \overline{F}_3 = \frac{1}{2} D + \frac{1}{16} H + M_1$$

$$\overline{s^2 F}_3 = \frac{1}{4} D + \frac{1}{8} H + M_2$$

$$\text{Cov. } F_3/F_2 = \frac{1}{2} D + \frac{1}{8} H$$

Werd bij een kruising van zuivere lijnen enkele verscheidenheden en covarianties bepaald dan kunnen de vergelijkingen,  $D$  en  $H$  bepaald worden en wat meer is, zoals men verder zal zien, kunnen de fouten op deze termen eveneens berekend worden. Herinneren we aan het feit dat noch bij de  $F_2$  noch bij de  $F_3$  selectie mag plaats grijpen. Daaronder mag evenwel niet verstaan worden dat bv. alle zaden van een pluim moeten uitgezaaid worden en alle planten dienen opgemeten te worden voor de kenmerken die men bestudeert, daar men in de meeste gevallen, het werk hierbij betrokken niet zou kunnen overmeesteren. Er mag een zekere bemonstering plaats grijpen met dien verstande, dat de bemonstering zo weinig mogelijk bepaalde genotypen uitschakelt. Het is veel beter over een redelijk groot aantal  $F_1$  te beschikken en de nodige bemonstering daarna door te voeren, dan het aantal  $F_1$  te beperken om de volgende generaties in hun geheel te kunnen volgen. Er mag trouwens niet vergeten worden dat kwantitatieve kenmerken in het algemeen door polygenen worden beheerst en dat de formules, die tot nu toe werden voorgesteld op hypothesen berusten zoals gelijkwaardigheid der genen in homozygote en heterozygoten toestand, afwezigheid van epistasie en linkage

Indien we ons beprkt hebben bij het opsommen van formules tot de  $F_3$  dan is het omdat gewoonlijk in de praktijk vanaf deze generatie uitlezing plaats grijpt, en tevens omdat het proefsche<sup>e</sup>ma dat men moet volgen, wil men de invloed van het milieu bepalen, reeds ingewikkeld wordt wanneer een redelijk aantal  $F_3$  voorhanden zijn. Deze beperking wordt eveneens door het doel van dit proefschrift gewild. Men hoopt aan de veredelaars een methode<sup>te</sup> kunnen voorstellen, die hen inlichtingen kan bezorgen over het te volgen selectie schema zonder dat ze daarom al te veel van de klassieke lijnselectie bij zelfbestuivende gewassen moeten afwijken en zonder dat al te veel bijkomend werk wordt vereist.

Voor zuiver wetenschappelijke navorsingen kan men over een veel groter aantal formules beschikken, die vermeld worden in de werken van de auteurs die reeds meermalen werden genoemd.

Uit de formules die de verscheidenheid voorstellen, ziet men duidelijk dat een niet erfelijk bestanddeel voorkomt benevens twee erfelijken.

Deze laatste zijn dan verder onderverdeeld in een onveranderlijk (D) en een veranderlijk gedeelte (H). De waarde H is samengesteld uit kwadraten ( $h_1^2 + h_2^2 + \dots + h_n^2$ ) die bij veronderstelling gelijk zijn, zodat H onafhankelijk wordt van het teken der afzonderlijk h's, dit in tegenstelling met de  $\sum h_i$  der gemiddelden die nul kan zijn alhoewel de afzonderlijke h's positief of negatief zijn.

### 331. Voorbeeld.

Ter illustratie van de methode, gesteund op de ontleding der verscheidenheid en der covarians, zal de ontleding van de gegevens der pluimlengte van de kruising Ol - uitgewerkt worden.

#### Gegevens.

$$S^2_{F_2} = \frac{1}{2} D + \frac{1}{4} H + M = 2,5015$$

$$S^2_{F_3} = \frac{1}{2} D + \frac{1}{16} H + M_1 = 1,5781$$

$$\overline{S^2}_{F_3} = \frac{1}{4} D + \frac{1}{8} H + M_2 = 1,3628$$

$$\text{Cov. } F_3/F_2 = \frac{1}{2} D + \frac{1}{8} H = 1,4216$$

$$M = 0,5411 \quad M_1 = 0,2712 \quad M_2 = 0,4015$$

De waarden  $M$ ,  $M_1$  en  $M_2$  werden als volgt geschat:

- 1)  $M$  (invloed van het milieu op de  $F_2$ ) mag afgeleid worden van de niet erfelijke verscheidenheid, die bepaald wordt bij de ouderlijke of de  $F_1$  bastaardplant.
- 2)  $M_1$  (invloed van het milieu op de gemiddelden der verschillende families). Deze verscheidenheid wordt berekend uit de verhouding tussen de inter-groep varians van de ouders of de  $F_1$  en het aantal planten per  $F_3$  familie.  
Soms is het aantal planten der verschillende  $F_3$  families niet gelijk, zodat eerst het harmonisch gemiddeld der planten per  $F_3$  familie moet berekend worden.

Het harmonisch gemiddelde  $m_h$  wordt gegeven door volgende formule:

$$\frac{1}{m_h} = \frac{1}{k} \left( \frac{1}{n_1} + \frac{1}{n_2} + \frac{1}{n_3} + \frac{1}{n_n} \right)$$

waarin  $k$  = aantal families

$n$  = aantal planten per familie.

- 3)  $M_2$  (invloed van het milieu op de planten van eenzelfde familie). Deze intra-familie verscheidenheid kan bekomen worden uit de gelijkaardige verscheidenheid der ouders, voor zover de families  $F_3$  en ouderlijke groepen op dezelfde wijze op het milieu reageren.

Het oplossen van die 7 vergelijkingen met 5 onbekenden zal geschieden door de methode der kleinste kwadraten. Daar de waarden van  $S^2_{F_2}$ , cov.  $F_2/F_3$  enz... niet met dezelfde nauwkeurigheid gekend zijn zou men tot een gewogen ontleding moeten overgaan.

De grotere nauwkeurigheid die men aldus zou bekomen kan echter tegen het extra werk niet opwegen en is in feite niet verantwoord voor de inlichtingen van praktische aard die we uit de ontleding verwachten.

Verder zou het dan onmogelijk worden de methode te volgen voorgesteld door FISHER (23) voor het ontleden van meervoudige regressies met behulp van matrices. Daar 7 kenmerken werden opgemeten bij 5 kruisingen moeten 35 stellen vergelijkingen opgelost worden. In deze vergelijkingen blijft echter het linker lid overanderd vermits voor de 5 kruisingen telkens dezelfde generaties werden opgemeten en dit linker lid steeds uit dezelfde onbekenden samengesteld is zodat het mogelijk wordt voor deze 35. stellen vergelijkingen een gemeenschappelijke matrix te gebruiken. Eerst moet echter het aantal vergelijkingen van 7 tot 5 herleid worden door de methode der kleinste kwadraten.

Elke onbekende wordt in de vergelijking waarin ze voorkomt met haar coëfficiënt vermenigvuldigd en de aldus bekomen vergelijkingen opgeteld. Het hieronder vermeld schema zal die doenwijze verduidelijken.

Dit geeft:

$$\text{voor factor D: } \frac{1}{2} \left( \frac{1}{2} D + \frac{1}{4} H + M \right) = \frac{1}{2} W.$$

$$\frac{1}{2} \left( \frac{1}{2} D + \frac{1}{16} H + M_1 \right) = \frac{1}{2} X.$$

$$\frac{1}{2} \left( \frac{1}{2} D + \frac{1}{8} H \right) = \frac{1}{2} Y.$$

$$\frac{1}{4} \left( \frac{1}{4} D + \frac{1}{8} H + M_2 \right) = \frac{1}{4} Z.$$

$$\text{Som: } \frac{13}{16} D + \frac{1}{4} H + \frac{1}{2} M + \frac{1}{2} M_1 + \frac{1}{4} M_2 = \frac{1}{2} (W + X + Y) + \frac{1}{4} Z.$$



$$\text{Voor factor H: } \frac{1}{4} \left( \frac{1}{2} D + \frac{1}{4} H + M \right) = \frac{1}{4} W.$$

$$\frac{1}{16} \left( \frac{1}{2} D + \frac{1}{16} H + M_1 \right) = \frac{1}{16} X.$$

$$\frac{1}{8} \left( \frac{1}{2} D + \frac{1}{8} H \right) = \frac{1}{8} Y.$$

$$\frac{1}{8} \left( \frac{1}{4} D + \frac{1}{8} H + M_2 \right) = \frac{1}{8} Z.$$

$$\text{Som: } \frac{1}{4} D + \frac{25}{256} H + \frac{1}{4} M + \frac{1}{16} M_1 + \frac{1}{8} M_2 = \frac{1}{4} W + \frac{1}{8} (Y + Z) + \frac{1}{16} X.$$

$$\text{Voor factor M: } \frac{1}{2} D + \frac{1}{4} H + M = W.$$

$$+ M = M.$$

$$\text{Som: } \frac{1}{2} D + \frac{1}{4} H + 2M = M + W.$$

$$\text{Voor factor } M_1: \frac{1}{2} D + \frac{1}{16} H + M_1 = X.$$

$$M_1 = M_1.$$

$$\text{Som: } \frac{1}{2} D + \frac{1}{16} H + 2M_1 = M_1 + X.$$

$$\text{Voor factor } M_2: \frac{1}{4} D + \frac{1}{8} H + M_2 = Z.$$

$$M_2 = M_2.$$

$$\text{Som: } \frac{1}{4} D + \frac{1}{8} H + 2M_2 = Z + M_2.$$

Indien men de letters W, X, Y, Z, M,  $M_1$  en  $M_2$  in de rechterzijde der equaties vervangt door de gemeten waarden heeft men dat:

$$\frac{13}{16} D + \frac{1}{4} H + \frac{1}{2} M + \frac{1}{2} M_1 + \frac{1}{4} M_2 = 3,09130$$

$$\frac{1}{4} D + \frac{25}{256} H + \frac{1}{4} M + \frac{1}{16} M_1 + \frac{1}{8} M_2 = 1,07205$$

$$\frac{1}{2} D + \frac{1}{4} H + 2M = 3,04260$$

$$\frac{1}{2} D + \frac{1}{16} H + 2M_1 = 1,84930$$

$$\frac{1}{4} D + \frac{1}{8} H + 2M_2 = 1,82310$$

Deze vergelijkingen kunnen nu opgelost worden door het opzoeken van de matrix elementen voor ieder factor van elke vergelijking. MATHER (47) geeft verschillende matrices, voor de meest voorkomende stellen vergelijkingen gebruikt bij de ontleding der verscheidenheid. Wij verwijzen naar het boek van SAM PERLIS (64) voor het matrixrekenen, voor het geval andere matrices zouden moeten opgesteld worden. De elementen van de matrix voor de 5 vergelijkingen zijn gegeven in volgende tabel:

D	H	M	M <sub>1</sub>	M <sub>2</sub>
C <sub>11</sub> 9,97850	C <sub>21</sub> -27,52689	C <sub>31</sub> 0,94624	C <sub>41</sub> -1,63441	C <sub>51</sub> 0,47312
C <sub>12</sub> -27,52689	C <sub>22</sub> 93,59144	C <sub>32</sub> -4,81721	C <sub>42</sub> 3,95699	C <sub>52</sub> -2,40860
C <sub>13</sub> 0,94624	C <sub>23</sub> -4,81721	C <sub>33</sub> 0,86559	C <sub>43</sub> -0,08602	C <sub>53</sub> 0,18280
C <sub>14</sub> -1,63441	C <sub>24</sub> 3,95699	C <sub>34</sub> -0,08602	C <sub>44</sub> 0,78495	C <sub>54</sub> -0,04301
C <sub>15</sub> 0,47312	C <sub>25</sub> -2,40860	C <sub>35</sub> 0,18280	C <sub>45</sub> -0,04301	C <sub>55</sub> 0,59140

De kolom C<sub>11</sub> - C<sub>12</sub> - ..... C<sub>15</sub> stelt de waarden van D voor in de eerste, tweede, ....., vijfde vergelijking zoals C<sub>21</sub> ..... C<sub>25</sub> de waarde voorstelt van H in de overeenkomstige vergelijkingen en zo verder voor M, M<sub>1</sub> en M<sub>2</sub>.

De waarde van D wordt dus:

$$(3,09130)(C_{11}) + (1,07205)(C_{12}) + (3,04260)(C_{13}) + (1,84930)(C_{14}) + (1,82310)(C_{15}) = 2,05539.$$

Op dezelfde manier vindt men:

$$\text{voor H} = 3,51053$$

voor  $M = 0,56866$

voor  $M_1 = 0,30111$

voor  $M_2 = 0,43525$

Door deze waarden  $D$ ,  $H$ ,  $M$ ,  $M_1$  en  $M_2$  in de 7 primaire vergelijkingen in te schakelen vindt men de verwachte waarden van  $S^2 F_2$ ,  $S^2 \bar{F}_3$  enz... In volgende tabel vindt men de verwachte en de gemeten waarden benevens de verschillende afwijkingen.

	verwachte	gemeten	afwijk.
$S^2 F_2$	$\frac{1}{2}(2,05539) + \frac{1}{4}(3,51053) + 0,56866 = 2,4740$	2,5015	- 0,0275
$S^2 \bar{F}_3$	$\frac{1}{2}(2,05539) + \frac{1}{16}(3,51035) + 0,30111 = 1,5482$	1,5781	- 0,0299
$\bar{S}^2 F_3$	$\frac{1}{4}(2,05539) + \frac{1}{8}(3,51053) + 0,43525 = 1,3879$	1,3628	0,0251
$\text{Cov. } F_2 / F_3$	$\frac{1}{2}(2,05539) + \frac{1}{8}(3,51053) = 1,4665$	1,4216	0,0449
$M$	$0,56866 = 0,56866$	0,5411	0,0276
$M_1$	$0,30111 = 0,30111$	0,2712	0,0299
$M_2$	$0,43525 = 0,43525$	0,4015	0,0337

Om de standaardafwijking te bepalen van elke factor wordt eerst het gemiddeld kwadraat der afwijkingen bepaald. In voorgaand voorbeeld is die gelijk aan:  $0,00708774 : 2 = 0,00354387$  vermits men voor de 7 vergelijkingen 5 parameters nodig had zodat er maar  $(7-5) = 2$  vrijheidsgraden overblijven.

De standaardafwijking van:

$$D \text{ is } \sqrt{0,00354387 \times C_{11}} = \pm 0,1881$$

$$H \text{ is } \sqrt{0,00354387 \times C_{22}} = \pm 0,5759$$

$$M \text{ is } \sqrt{0,00354387 \times C_{33}} = \pm 0,0554$$

$$M_1 \text{ is } \sqrt{0,00354387 \times C_{44}} = \pm 0,0527$$

$$M_2 \text{ is } \sqrt{0,00354387 \times C_{55}} = \pm 0,0458$$

De elementen der verschillende vergelijkingen worden:

$$D = 2,05539 \pm 0,1881$$

$$H = 3,51053 \pm 0,5759$$

$$M = 0,56866 \pm 0,0554$$

$$M_1 = 0,30111 \pm 0,0527$$

$$M_2 = 0,43525 \pm 0,0458$$

De  $t$  waarde voor  $n = 7$  is voor  $P 0,01 = 3,499$  zodat alle bekomen waarden wezenlijk zijn.

De waarde van de gemiddelde dominantie  $h = \sqrt{\frac{H}{D}} = \pm 1,31$  d in de veronderstelling dat alle componenten van  $H$  evengroot zijn, maar niet noodzakelijkerwijze van hetzelfde teken. Dit geldt eveneens voor  $D$ .

Daar de  $F_1$  positief is, mag men aannemen dat, er superdominantie aanwezig is vermits  $h = + 131$  %d.

Indien men, de gemiddelde pluimlengte van de  $F_1$ ,  $F_2$  en  $F_3$  vergelijkt met deze van de ouders die gedurende hetzelfde seizoen werden geteeld, vindt men respectievelijk voor de waarden  $F_n - \frac{(Px+Py)}{2} = 1,4 ; 1,5 ; 0,65$  ; terwijl  $(Px - \frac{Px+Py}{2}) = 1,0 ; 1,0 ; 0,85$ .

Hieruit zou  $\frac{h}{d}$  voor de  $F_1$ ,  $F_2$  en  $F_3$  respectievelijk gelijk worden aan 140%, 150% en 76%, of gemiddeld 122%. Er is dus een zekere overeenkomst tussen de gemiddelde dominantie afgeleid uit de varians der  $F_2$  en  $F_3$ , en deze, die uit de ontleding van de gemiddelden, mocht verwacht worden. Uit de ontleding der verscheidenheid, co-variens en gemiddelden, mag besloten worden dat de combinanties der genen, die de pluimlengte bepalen bij de variëteiten R 20 en Rze 342 aanleiding geven tot superdominantie.

Voor de kruisingen en 7 kenmerken werden op dezelfde manier de componenten  $H$  en  $D$  bepaald. Deze worden in tabel n<sup>o</sup> 331 gegeven te zamen met de waarschijnlijkheid van  $H$  en  $D$ .

T A B E L 331.

Kenmerken	Kruising 01			Kruising 02			Kruising 03			Kruising 04			Kruising 05		
	D	H	P <sub>h</sub>	D	H	P <sub>h</sub>	D	H	P <sub>h</sub>	D	H	P <sub>h</sub>	D	H	P <sub>h</sub>
Korrellengte	0,4216	0,3719	0.10	0,3412	<u>0,2648</u>	0.20	0,2876	0,2714	0.20	0,3776	0,3201	0.20	0,4539	0,4132	0.10
Korrelbreedte	0,0517	0,0421	0.20	0,0651	0,0669	0.10	0,1216	<u>0,0976</u>	0.30	0,0162	0,0154	0.10	0,0297	0,0312	0.10
Korrel dikte	<u>0,0118</u>	<u>0,0105</u>	0.30	0,0108	0,0086	0.20	<u>0,0315</u>	0,0281	0.50	0,0366	0,0156	0.20	0,0136	0,0116	0.20
Glazigheid	21,250	18,243	0.05	19,570	6,352	0.05	23,756	<u>16,435</u>	0.10	26,532	4,814	0.20	21,096	19,073	0.10
Pluim lengte	2,0554	3,5105	0.01	2,6554	<u>2,4531</u>	0.05	3,4152	<u>1,2314</u>	0.10	4,0016	<u>3,3123</u>	0.05	3,2149	3,1613	0.10
Hoogte v.d. plant	185,02	<u>125,16</u>	0.10	126,12	122,85	0.10	143,13	<u>32,539</u>	0.05	153,15	41,413	0.10	196,14	122,65	0.05
Uitstoeeling	<u>0,7913</u>	<u>0,4074</u>	0.30	<u>0,8210</u>	<u>0,6128</u>	0.50	0,8415	<u>0,8053</u>	0.20	1,1235	0,9352	0.30	0,8421	<u>0,2314</u>	0.20

- De waarden van H die eenmaal onderlijnd zijn wijzen op het feit dat de h waarden negatief zijn d.w.z. dat de kleinste ouder dominant is.
- De waarden van H die tweemaal onderlijnd zijn wijzen op het feit dat H negatief is, hetgeen onmogelijk is daar:  $H = h_1^2 + h_2^2 + \dots + h_n^2$ . Er zou dus moeten verondersteld worden dat de hypothese der additiviteit en onafhankelijkheid der genen niet opgaat of dat de gepaste proefopzet niet werd gevolgd. Daarvoor die waarden de standaardafwijking echter groot is, bestaat er geen wezenlijk verschil tussen de verwachte waarde en positieve waarden zodat de oorzaak van die negatieve waarden uit de bemonsteringsfout voortspuit.
- P<sub>h</sub> waarschijnlijkheid voor H.
- Voor de onderlijnde D waarden is P 0,05 , voor de andere P 0,01

### 332. Besluiten.

Uit de ontleding der verscheidenheden werden, over de overerving der bestudeerde eigenschappen, enkele nauwkeurige gegevens verkregen. Van de 35 ontledingen zijn echter slechts 6 wezenlijk voor de grens 0,05 en 1 voor de grens 0,01; ze hebben daarenboven enkel betrekking op drie kenmerken.

De verschillen tussen de kruisingspartners zijn voor deze kenmerken (glazigheid, pluimlengte en hoogte van de plant) gemiddeld groter dan voor de andere eigenschappen. Alhoewel er geen correlatie werd gevonden tussen nauwkeurigheid van de bepaling van H en D en de grootte van het verschil tussen de ouders, mag men echter aannemen dat, indien de partners sterk verschillen, de kans groter zal zijn dat de afwijkingen te wijten aan het milieu en aan de meetfouten elkaar niet zullen overlappen. Voor eenzelfde aantal waarnemingen zullen aldus H en D nauwkeuriger kunnen bepaald worden, dan voor het geval dat de ouders veel gelijkenis vertonen. Bij weinig verschillende lijnen is per definitie D klein, terwijl H in de meeste gevallen ook klein zal zijn (hetgeen niet wegneemt dat alle verhoudingen tussen H en D mogelijk blijven) zodat een zeer groot aantal waarnemingen noodzakelijk wordt, om met grote nauwkeurigheid de genetische bestanddelen te bepalen, indien de meeteenheid niet kan verkleind worden. Is dit het geval dan zal aan deze laatste methode de voorkeur gegeven worden, daar het opdrijven van het aantal waarnemingen gewoonlijk gepaard gaat met het meten van een groter aantal planten hetgeen noodzakelijkerwijze grotere verbouwde oppervlakten vergt.

Indien we kenmerk per kenmerk nagaan dan komt men tot het besluit dat :

- 1) voor de korrelafmetingen een groter aantal metingen wenselijk ware geweest daar de meeteenheid (1/100 mm), niet kon verminderd worden. Het aantal metingen bedroeg nu reeds meer dan 5.000 per kruising en per kenmerk zodat men, gezien de werkmogelijkheden, onmogelijk dit aantal kon opdrijven, tenzij men zich beperkt had tot één kenmerk of één kruising. De verbouwde oppervlakte mocht daarentegen gelijk blijven, vermits niet alle korrels van elke plant werden gemeten.



- 2) voor de glazigheid, de eenheid onmogelijk kan veranderd worden zodat dezelfde beredenering als voor de andere korreleigenschappen moet gehouden worden.
  - 3) voor de pluimlengte waarschijnlijk het meten op 0,5 cm na een nauwkeuriger ontleding zou toelaten. Meerdere pluimen per plant meten is niet aan te raden (zie hoofdstuk I 120b) zodat bij het falen van de eerste maatregel (meten op 0,5 cm na) een groter aantal planten zouden moeten gekweekt worden met de gekende gevolgen.
  - 4) voor de hoogte van de plant en het uitstoelingsvermogen een grotere nauwkeurigheid alleen kan bekomen worden, door grotere oppervlakten te verbouwen. De inlichtingen die uit de ontleding der verscheidenheden van de  $F_2$  en  $F_3$  werden verkregen over het uitstoelen zijn zeer vaag. De oorzaak ervan ligt in de zeer grote invloed van de bodemvruchtbaarheid op dit kenmerk. Bij het testen van zuivere lijnen op opbrengst, waarin ontegensprekelijk het uitstoelingsvermogen een belangrijke rol speelt, was het minimum aantal planten om wezenlijk verschillen te kunnen bepalen, altijd groter dan 1.000 ( $10 \times 100$ )
- Hieruit blijkt dat het bepalen met grote betrouwbaarheid van de genotypische verscheidenheid van het uitstoelingsvermogen een zeer groot aantal waarnemingen zou geveerd hebben en onuitvoerbaar was in de omstandigheden waarin de proef plaats greep.

Indien we nu enkel de verhoudingen  $\frac{h}{d}$  nagaan die wezenlijk zijn, dan mag uit tabel n<sup>o</sup> 331 besloten worden dat:

- 1) de glazigheid evolueert in de zin die gewenst is vermits men dominantie heeft der grotere waarden. Voor kruisingen 01 is  $h = + 0,926 d$  en voor kruising 02 is  $h = + 0,569d$ .
- 2) de pluimlengte het enig kenmerk is waarbij superdominantie werd vastgesteld  $h = 1,31 d$ . (kruising 01) terwijl men anderzijds dominantie der kleine waarden waarnaemt bij de kruisingen 02 ( $h = - 0,961 d$ .) en 04 ( $h = - 0,909 d$ .) zodat de gemeenschappelijke ouder (Rze 248) goed geschikt blijkt om de lengte van de pluim

te verminderen. De kruisingen werden echter niet uitgevoerd met dit doel. Men tracht enkel de lengte van de pluim binnen bepaalde grenzen (20 - 25 cm.) te houden om enerzijds het aantal korrels per pluim niet al te sterk te verminderen en anderzijds te vermijden, dat door al te lange pluimen, de halmen zouden afknikken.

- 3) de hoogte van de plant eveneens in de gunstige zin evolueert. De beste uitslagen werden verkregen in kruising 03 ( $h = -0,476$  d.) terwijl bij kruising 05 ( $h = 0,790$  d.) het verkleinen van de strolengte veel minder uitgesproken is. In tegenstelling met vorige eigenschap schijnt dit kenmerk weinig gebonden te zijn aan de gemeenschappelijke ouder ( $R_{ze} = 342$ ). De uitslagen die we door de ontleding van de verscheidenheid bekomen hebben, vertonen een goede gelijkenis met deze verkregen uit de  $P_1 - F_1$  en  $P_1 - F_2$  regressies (cfr. hoofdstuk III n<sup>o</sup> 321 en n<sup>o</sup> 325)

### 333. Andere formules.

Benevens de formules, die in het begin van deze sectie werden bewezen (cfr. 330) en waaruit weliswaar schaarse maar toch zeer interessante gegevens werden verkregen, nopens de componenten  $d$  en  $h$ , leiden enkele auteurs, waaronder KHAMBANONDA (42), uit de algemene formule van de totale verscheidenheid van om het even welke splitsende generaties:

$$s^2_{F_n} = \left(2^{n-1} - 1\right) \left(\frac{d^2}{2^{n-1}} + \frac{h^2}{4^{n-1}}\right) + s^2_M$$

enkele andere criteria af waaruit algemene gegevens verkregen worden over de grootte van  $h$  voor zover aangenomen wordt, dat noch epistasie noch linkage voorkomen. Deze criteria steunen zich op volgende formules:

1) bij afwezigheid van dominantie d.w.z. dat  $h = 0$  heeft men dat

$$a) \quad \frac{s^2_g(F_n) - s^2_g(F_{n-1})}{s^2_g(F_{n-1}) - s^2_g(F_{n-2})} = \frac{1}{2}$$

Bewijs:

---


$$\frac{\left[ (2^{n-1} - 1) \left( \frac{d^2}{2^{n-1}} \right) \right] - \left[ (2^{n-2} - 1) \left( \frac{d^2}{2^{n-2}} \right) \right]}{\left[ (2^{n-2} - 1) \left( \frac{d^2}{2^{n-2}} \right) \right] - \left[ (2^{n-3} - 1) \left( \frac{d^2}{2^{n-3}} \right) \right]}$$

$$= \frac{\left( \frac{d^2}{2^{n-1}} \right) \left[ (2^{n-1} - 1) - (2^{n-2} - 1) \left( \frac{1}{2} \right) \right]}{\left( \frac{d^2}{2^{n-1}} \right) \left[ (2^{n-2} - 1) \left( \frac{1}{2} \right) - (2^{n-3} - 1) \left( \frac{1}{2} \right) \right]}$$

$$= \frac{(2^{n-1} - 1) - (2^{n-2} - 1)2}{(2^{n-2} - 1)(2) - (2^{n-3} - 1)(4)} = \frac{2^{n-1} - 1 - 2^{n-1} + 2}{2^{n-1} - 2 - 2^{n-1} + 4} = \frac{1}{2}$$

b) men heeft anderzijds ook dat de verscheidenheid van de  $F_2$  gelijk is aan de verscheidenheid der gemiddelden der  $F_3$  families.

$$s^2_{F_2} = s^2_{\bar{F}_3}$$

2) Zijn alle factoren dominant d.w.z. dat  $h = d$  dan vindt men dat de genotypische varians  $s^2_{(g+h)}$  van de  $F_3$  1,25 maal de genotypische varians van de  $F_2$  is, of veralgemeend:

$$\frac{s^2_{(g+h)}(F_n) - s^2_{(g+h)}(F_{n-1})}{s^2_{(g+h)}(F_{n-1}) - s^2_{(g+h)}(F_{n-2})} = \frac{1}{4}$$

Bewijs:

$$\frac{(2^{n-1} - 1) \left( \frac{d^2}{2^{n-1}} + \frac{h^2}{4^{n-1}} \right) - (2^{n-2} - 1) \left( \frac{d^2}{2^{n-2}} + \frac{h^2}{4^{n-2}} \right)}{(2^{n-2} - 1) \left( \frac{d^2}{2^{n-2}} + \frac{h^2}{4^{n-2}} \right) - (2^{n-3} - 1) \left( \frac{d^2}{2^{n-3}} + \frac{h^2}{4^{n-3}} \right)}$$

en vermits  $h = d$  door veronderstelling:

$$\begin{aligned} & \frac{d^2 + \frac{d^2}{2^{n-1}} - \frac{d^2}{2^{n-1}} - \frac{d^2}{4^{n-1}} - d^2 - \frac{d^2}{2^{n-2}} + \frac{d^2}{2^{n-2}} + \frac{d^2}{4^{n-2}}}{d^2 + \frac{d^2}{2^{n-2}} - \frac{d^2}{2^{n-2}} - \frac{d^2}{4^{n-2}} - d^2 - \frac{d^2}{2^{n-3}} + \frac{d^2}{2^{n-3}} + \frac{d^2}{4^{n-3}}} \\ & - \frac{-\frac{d^2}{4^{n-1}} + \frac{d^2}{4^{n-2}}}{-\frac{d^2}{4^{n-2}} + \frac{d^2}{4^{n-3}}} \\ & = \frac{\frac{d^2}{4^{n-1}} \left( -1 + \frac{1}{4^{n-1}} \right)}{\frac{d^2}{4^{n-1}} \left( -\frac{1}{4^{n-1}} + \frac{1}{4^{n-2}} \right)} = \frac{-1+4}{-4+16} = \frac{1}{4} \end{aligned}$$

- 3) Zijn sommige factoren dominant en andere niet, of zijn de factoren gedeeltelijk dominant of is er een combinatie van die twee soorten factoren dan is  $h < d$  maar  $> 0$  zodat:

$$\frac{1}{2} > \frac{s^2_{(g+h)(F_n)} - s^2_{(g+h)(F_{n-1})}}{s^2_{(g+h)(F_{n-1})} - s^2_{(g+h)(F_{n-2})}} > \frac{1}{4}$$

- 4) De waarde van  $H$  in de veronderstelling natuurlijk dat  $h^2_1 = h^2_2 = h^2_3 = \dots = h^2_n$ , kan bekomen worden uit het verschil tussen de genotypische verscheidenheid van de  $F_2$  en de genotypische ~~der~~ verscheidenheid der gemiddelden der  $F_3$  families.

$$s^2_{(g+h)2} - s^2_{(g+h)3} = \frac{3}{16} H.$$

$$\text{vermits } \left(\frac{1}{2} d^2 + \frac{1}{4} h^2\right) - \left(\frac{1}{2} d^2 + \frac{1}{16} h^2\right) = \frac{3}{16} h^2$$

$$\text{of voor n fact. } \frac{16}{3} (s^2_{(g+h)2} - s^2_{(g+h)3}) = H$$

### 334. Voorbeelden.

- 1) Voor de eigenschap "uitstoelingsvermogen" (kruising 03) is de genotypische varians van de  $F_3 = 0,798$  en deze van de  $F_2 = 0,629$  zodat:

$$\frac{s^2_{(g+h)F_3} - s^2_{(g+h)F_2}}{s^2_{(g+h)F_2} - s^2_{(g+h)F_1}} = \frac{0,798 - 0,629}{0,629} = 0,2686$$

Volgens de formules, die hierboven werden voorgesteld mag aangenomen worden, dat bij de overerving van het uitstoelingsvermogen sommige factoren dominant zijn en andere niet, of dat alle factoren gedeeltelijk dominant zijn, of dat er een combinatie van die twee factoren bestaat.

- 2) Voor de 34 andere objecten werden op dezelfde manier deze waarden berekend. Allen waren begrepen tussen 0,25 en 0,50 met uitzondering van de pluimlengte 01 voor de welke men 0,1545 vond.
- 3) De waarde van H bepaald uit de formule  $\frac{16}{3}(s^2_{(g+h)F_2} - s^2_{(g+h)F_3})$  is voor de pluimlengte 01:  $\frac{16}{3}(1,9604 - 1,3066) = 3,4869$ .

### 335. Besluiten.

De ontleding der gegevens volgens de formules, die in deze sectie werden voorgesteld, laat ons toe:

- 1) de objecten in klassen te rangschikken (afwezigheid van dominantie, aanwezigheid of een combinatie der twee).
- 2) de waarden van de componenten H en D te bepalen.

De overeenkomst der resultaten bekomen door de ontleding van stellen vergelijkingen (nº 331) en deze bekomen door het oplossen van afzonderlijke vergelijkingen vertonen een zeer grote overeenkomst. Het verschil tussen beide methodes ligt echter in het feit dat bij deze voorgesteld door MATHER de betrouwbaarheid der H en D componenten kan bepaald worden terwijl bij de tweede deze nauwkeurigheid niet kan bepaald worden tenzij men over  $F_4$ ,  $F_5$  of  $F_6$  beschikt.

Samengevat mag gezegd worden dat volgens de aard der gegevens en het doel dat men nastreeft : Een . methode de voorkeur zal genieten boven de andere.

---



### 34. Linkage.

---

Bij het bepalen van de componenten D en H, werd in vorige hoofdstukken verondersteld dat noch linkage noch epistasie voorkwamen. We zullen nu nagaan welke invloed linkage kan hebben op de formules die de gemiddelden en de verscheidenheid bepalen.

#### 340. De gemiddelden.

Op het gemiddelde der  $F_1$  en der splitsende families heeft linkage geen invloed indien natuurlijk alle combinaties even leefbaar zijn (afwezigheid van letaliteit). De combinatie der genen is anders dan verwacht wordt met volledig onafhankelijke genen maar het gemiddelde wordt niet beïnvloed zoals zal blijken uit het volgend bewijs.

Nemen we het eenvoudigste geval van 2 genenparen A-a en B-b en noemen we koppelingsfase deze waarbij AB of ab gebonden zijn en repulsiefase deze waarbij Ab of aB gebonden zijn. Stellen we zoals voor de andere formules:

$$\begin{array}{lll} AA = 2d_1 & Aa = d_1 + h_1 & aa = 0 \\ BB = 2d_2 & Bb = d_2 + h_2 & bb = 0 \end{array}$$

In de  $F_2$  is, bij afwezigheid van linkage, de waarschijnlijkheid van de 4 soorten gameten (AB, Ab, aB, ab), even groot

Bij linkage blijft het aantal verschillende combinaties gelijk, maar hun waarschijnlijkheid is verschillend. Nemen we aan, dat de probaliteit van de repulsiefase (Ab en aB) gelijk is aan p (prob.  $_{Ab}$  + prob.  $_{aB}$ ) deze van de koppelingsfase (AB en ab) is dan (1-p) of q vermits  $(p+q) = 1$ .

Uit het dambord dat hieronder uitgewerkt is voor de  $F_2$  en voor twee genen kan de gemiddelde waarde van de  $F_2$  afgeleid worden.

	$AB(\frac{1}{2}q)$	$Ab(\frac{1}{2}p)$	$aB(\frac{1}{2}p)$	$ab(\frac{1}{2}q)$
$(q)$	$\frac{1}{4}q^2(2d_1 + 2d_2)$	$\frac{1}{4}pq[(2d_1)+(d_2+h_2)]$	$\frac{1}{4}pq[(d_1+h_1) + 2d_2]$	$\frac{1}{4}q^2[(d_1+h_1)+(d_2+h_2)]$
$(p)$	$\frac{1}{4}pq[(2d_1)+(d_2+h_2)]$	$\frac{1}{4}p^2(2d_1)$	$\frac{1}{4}p^2[(d_1+h_1)+(d_2+h_2)]$	$\frac{1}{4}pq(d_1+h_1)$
$(p)$	$\frac{1}{4}pq[(d_1+h_1)+2d_2]$	$\frac{1}{4}p^2[(d_1+h_1)+(d_2+h_2)]$	$\frac{1}{4}p^2(2d_2)$	$\frac{1}{4}pq(d_2+h_2)$
$(q)$	$\frac{1}{4}q^2[(d_1+h_1)+(d_2+h_2)]$	$\frac{1}{4}pq(d_1+h_1)$	$\frac{1}{4}pq(d_2+h_2)$	$\frac{1}{4}q^2(o)$

$$\text{Som} = (p^2 + 2pq + q^2)(4d_1 + 4d_2 + 2h_1 + 2h_2) \cdot \frac{1}{4}$$

$$\text{Gemiddeld} = \frac{(4d_1 + 4d_2 + 2h_1 + 2h_2)(p^2 + 2pq + q^2)}{4 \cdot (p^2 + 2pq + q^2)} = (d_1 + d_2) + \frac{1}{2}(h_1 + h_2)$$

Men ziet dat linkage geen invloed uitoefent op de gemiddelde waarde der splitsende generaties.

### 34I. De verscheidenheid-De covariations.

Zich steunend op dezelfde symbolen kan bewezen worden dat de genotypische verscheidenheid van de

$$F_2 = \frac{I}{2} \left[ d_1^2 + d_2^2 + 2(I-2p) d_1 d_2 \right] + \frac{I}{4} \left[ h_1^2 + h_2^2 + 2(I-2p)^2 h_1 h_2 \right]$$

$$\bar{F}_3 = \frac{1}{2} \left[ d_1^2 + d_2^2 + 2(1-2p) d_1 d_2 \right] + \frac{1}{16} \left[ h_1^2 + h_2^2 + 2(1-2p)^2 h_1 h_2 \right]$$

$$\text{Cov. } F_2 / \bar{F}_3 = \frac{1}{2} \left[ d_1^2 + d_2^2 + 2(1-2p) d_1 d_2 \right] + \frac{1}{8} \left[ h_1^2 + h_2^2 + 2(1-2p)^2 h_1 h_2 \right]$$

Indien men de term  $\left[ d_1^2 + d_2^2 + 2(1-2p) d_1 d_2 \right]$  gelijkstelt aan D  
en de term  $\left[ h_1^2 + h_2^2 + 2(1-2p)^2 h_1 h_2 \right]$  gelijkstelt aan H

dan kan geschreven worden dat:

$$s^2_{F_2} = \frac{1}{2} D + \frac{1}{4} H.$$

$$s^2_{\overline{F}_3} = \frac{1}{2} D + \frac{1}{16} H.$$

$$\text{cov. } F_2/F_3 = \frac{1}{2} D + \frac{1}{8} H.$$

zodat we tot dezelfde vorm van formules komen als bij afwezigheid van linkage (cfr 330). Hoewel natuurlijk de waarde van D en H verschillend zijn van deze die aan dezelfde letters werd toegeschreven in 330. Voor de gemiddelde verscheidenheid der  $F_3$  families ( $\overline{s}^2_{F_3}$ ) is de waarde van D niet gelijk aan deze in vorige formules. Men kan bewijzen dat:

$$\overline{s}^2_{F_3} = \frac{1}{4} \left[ d_1^2 + d_2^2 + 2(1-2p)^2 d_1 d_2 \right] + \frac{1}{8} \left[ h_1^2 + h_2^2 + 2(1-2p)^2 (1-2p+2p^2) h_1 h_2 \right]$$

$$\text{zodat } \overline{s}^2_{F_3} = \frac{1}{4} D' + \frac{1}{8} H'$$

Deze varians kan dus niet meer dienen, zoals bij afwezigheid van linkage, om de componenten D en H te bepalen.

Bij het ontleden van de term  $(1-2p)$  stelt men vast dat voor het geval:

- 1)  $p = 0,5$ , dus bij vrije combinatie of afwezigheid van linkage, de termen  $[2(1-2p) d_1 d_2]$  en  $[2(1-2p)^2 h_1 h_2]$  volledig verdwijnen zodat D en H dezelfde waarden krijgen als bij de ontleding der verscheidenheid zonder linkage.
- 2)  $0,5 > p > 1$  of dat de repulsiefase overheersend is, de term  $(1-2p)$  negatief wordt.
- 3)  $0,5 < p < 0$  of dat de koppelingsfase meer voorkomt de term  $(1-2p)$  positief wordt.
- 4)  $p = 0$  dus bij totale linkage de term  $(1-2p) = 1$  en de twee genen zich gaan gedragen als zijnde één enkele.

- In tegenstelling met de term  $(1-2p)$  blijft de term  $(1-2p)^2$  altijd positief of 0, zodat de H component niet op dezelfde wijze beïnvloed wordt als D.
- Volgens dat nu de heterozygoten ( $h_1$  en  $h_2$ ) van hetzelfde teken zijn of niet d.w.z. volgens dat ze elkaar aanvullen of tegenwerken is de term  $2(1-p)^2 h_1 h_2$  nul, positief of negatief.

Indien  $d_1 = d_2 = h_1 = h_2$  dan zullen  $S^2F_2$ ,  $S^2\overline{F}_3$  enz. maximaal zijn wanneer de koppeling volledig is en de heterozygoten elkaar aanvullen;  $S^2F_2$ ,  $S^2\overline{F}_3$  enz. zullen hun kleinste waarde bereiken wanneer er totale repulsie voorkomt en de heterozygoten elkaar tegenwerken. Daartussen liggen de andere combinaties.

Voor drie genen die als volgt gekoppeld zijn (ABc) wordt de formule van de genotypische varians  $F_2$  voor het geval  $h_1$  en  $h_2$  positief zijn en  $h_3$  negatief is.

$$\frac{I}{2} \left[ d_1^2 + d_2^2 + d_3^2 + 2(1-2p_{12}) d_1 d_2 - 2(1-2p_{13}) d_1 d_3 - 2(1-2p_{23}) d_2 d_3 \right]$$

$$+ \frac{I}{4} \left[ h_1^2 + h_2^2 + h_3^2 + 2(1-2p_{12})^2 h_1 h_2 - 2(1-2p_{13})^2 h_1 h_3 - 2(1-2p_{23})^2 h_2 h_3 \right]$$

Uit deze formules kan ook afgeleid worden dat de minimum waarde (totale repulsie + heterozygoten van verschillend teken) nooit zoveel kan afwijken van de verscheidenheid van  $S^2F_2$ ,  $S^2\overline{F}_3$  zonder linkage, als de maximum waarde (totale koppeling + heterozygoten van het zelfde teken) tenware er maar twee genen aanwezig zijn, vermits het in andere gevallen mogelijk is dat alle genen in repulsiefase verkeren en dat alle  $h$  van het tegengestelde teken zijn

Voor vier genen zijn bij D en H 4 kwadraten en 6 produkten betrokken enz.

De algemene formule voor D en H in  $S^2F_2$ ,  $S^2\overline{F}_3$ ; cov.  $F_2/F_3$  wordt:

$$D = \xi(d^2) + 2 \xi \left[ (1-2p) d_a d_b \right] - 2 \xi \left[ (1-2p) d_x d_y \right]$$

$$H = \xi(h^2) + 2 \xi \left[ (1-2p)^2 h_a h_b \right] - 2 \xi \left[ (1-2p)^2 h_x h_y \right]$$

terwijl voor  $\bar{S}^2 F_3$

$$D' = \sum (d^2) + 2 \sum [(1-2p)^2 d_a d_b] - 2 \sum [(1-2p)^2 d_x d_y]$$

$$H' = \sum (h^2) + 2 \sum [(1-2p)^2 (1-2p+2p^2) h_a h_b] - 2 \sum [(1-2p)^2 (1-2p+2p^2) h_x h_y]$$

waarin  $d_a d_b$  = genen in koppeling

$d_x d_y$  = genen in repulsie

$h_a h_b$  = heterozygoten van hetzelfde teken

$h_x h_y$  = heterozygoten van tegengesteld teken

### 342. Voorbeeld.

Het testen van kruisingen op aanwezigheid van linkage staat gelijk met het nagaan der homogeniteit van de D en H componenten in de verschillende vergelijkingen die in het hoofdstuk over de "verscheidenheid" werden besproken.

Uit vorige paragraaf weten we dat bij linkage de genotypische verscheidenheid van de  $F_2$  niet meer gelijk is aan het dubbel der gemiddelde genotypische varians van de  $F_3$  families.

$\bar{S}^2 F_3$  mag dus niet meer gebruikt worden om D en H te bepalen vermits deze verscheidenheid niet meer samengesteld is uit D en H maar wel uit D' en H'. Daarenboven walt de vergelijking waarin  $M_2$  voorkomt ook weg zodat het initiaal aantal equaties (7) terugvalt op 5.

Als voorbeeld zullen we het kenmerk glazigheid 04 testen op aanwezigheid van linkage. Bij de ontleding van dit zelfde kenmerk zonder rekening te houden met de mogelijk aanwezigheid van linkage werden volgende uitslagen verkregen:

$$D = 26,532 \pm 0,9266$$

$$H = 4,814 \pm 2,833$$

$$M_1 = 3,250 \pm 0,2726$$

$$M_1 = 0,6155 \pm 0,2596$$

$$M_2 = 2,1412 \pm 0,2254$$

De waarschijnlijkheid van H is dus 0,20 en men kan niets besluiten omtrent de aanwezigheid of afwezigheid van dominantie.

Zoals hierboven reeds gezegd vallen 2 vergelijkingen weg zodat D en H enkel uit de volgende 5 equaties mogen berekend worden:

$$S^2_{F_2} = 17,7200$$

$$S^2_{F_3} = 14,2035$$

$$\text{Cov } F_2/F_3 = 13,900$$

$$M = 3,2671$$

$$M_1 = 0,6368$$

Deze 5 equaties kunnen herleid worden tot 4 door in de vergelijkingen achtereenvolgens elke factor te vermenigvuldigen met zijn coëfficiënten en de aldus bekomen vergelijkingen op te tellen (methode der kleinste kwadraten).

$$\text{Voor factor D} = \frac{1}{2} \left( \frac{1}{2} D + \frac{1}{4} H + M \right) = \frac{1}{2} (17,7200)$$

$$\frac{1}{2} \left( \frac{1}{2} D + \frac{1}{16} H + M_1 \right) = \frac{1}{2} (14,2035)$$

$$\frac{1}{2} \left( \frac{1}{2} D + \frac{1}{8} H \right) = \frac{1}{2} (13,9000)$$

$$\frac{3}{4} D + \frac{7}{32} H + \frac{1}{2} M + \frac{1}{2} M_1 = 22,9117$$

$$\text{Voor factor H} = \frac{1}{4} \left( \frac{1}{2} D + \frac{1}{4} H + M \right) = \frac{1}{4} (17,7200)$$

$$\frac{1}{16} \left( \frac{1}{2} D + \frac{1}{16} H + M_1 \right) = \frac{1}{16} (14,2035)$$

$$\frac{1}{8} \left( \frac{1}{2} D + \frac{1}{8} H \right) = \frac{1}{8} (13,900)$$

$$\frac{7}{32} D + \frac{21}{256} H + \frac{1}{4} M + \frac{1}{16} M_1 = 7,0498$$

$$\text{Voor factor M} = \frac{1}{2} D + \frac{1}{4} H + M = 17,7200$$

$$M = 3,2671$$

$$\frac{1}{2} D + \frac{1}{4} H + 2M = 20,9871$$



$$\text{Voor factor } M_1 = \frac{1}{2} D + \frac{1}{16} H + M_1 = 14,2035$$

$$\begin{array}{r} \text{-----} M_1 = 0,6363 \\ \frac{1}{2} D + \frac{1}{16} H + 2M_1 = 14,8403 \end{array}$$

Deze 4 vergelijkingen zullen zoals in voorgaand hoofdstuk opgelost worden door de methode die FISHER voorstelt voor het oplossen van meervoudige regressies vermits in totaal 35 stellen vergelijkingen moesten opgelost worden om na te gaan of er geen linkage aanwezig was. De matrix-elementen voor het oplossen dezer vergelijkingen door de voorgestelde methode zijn de volgende:

D		H		M		$M_1$	
$C_{11}$	10,526316	$C_{21}$	- 30,315789	$C_{31}$	1,157895	$C_{41}$	- 1,684210
$C_{12}$	- 30,315789	$C_{22}$	107,789473	$C_{32}$	- 5,894737	$C_{42}$	4,210526
$C_{13}$	1,157895	$C_{23}$	- 5,894737	$C_{33}$	0,947368	$C_{43}$	- 0,105263
$C_{14}$	- 1,684210	$C_{24}$	4,210526	$C_{34}$	- 0,105263	$C_{44}$	0,789474

De waarden der componenten van de verscheidenheden en van de co-varians aldus bepaald zijn:

$$D = 26,7620$$

$$H = 4,0803$$

$$M = 3,2935$$

$$M_1 = 0,6018$$

In volgende tabel vindt men de verwachte waarden der equaties be-nevens de gemeten waarden en de afwijkingen tussen beide:

	verwachte	gemeten	afwijk.
$S^2 F_2$	$\frac{1}{2} (26,7620) + \frac{1}{4} (4,0803) + 3,2935 = 17,6946$	17,7200	0,0254
$S^2 F_3$	$\frac{1}{2} (26,7620) + \frac{1}{16} (4,0803) + 0,6018 = 14,2378$	14,2035	0,0343
Cov. $F_2/F_3$	$\frac{1}{2} (26,7620) + \frac{1}{8} (4,0803) = 13,8910$	13,9000	0,0090
$S^2 F_3$	$\frac{1}{4} (D') + \frac{1}{8} (H') + M_2$	9,7089	-
M	3,2935	3,2671	0,0263
$M_1$	0,6018	0,6368	0,0350
$M_2$	-	2,1412	-

Voor  $S^2 F_3$  en  $M_2$  veronderstellen we natuurlijk een volledige overeenstemming. De som der kwadraten der afwijkingen wordt nu 0,00381934 vermits er maar één vrijheidsgraad overblijft. De componenten met hun respectievelijke standaardafwijking worden:

$$D = 26,7620 \pm 0,2005$$

$$H = 4,0803 \pm 0,6416$$

$$M = 3,2935 \pm 0,0546$$

$$M_1 = 0,6018 \pm 0,0549$$

De waarde van H is nu wezenlijk voor de waarschijnlijkheid 0,01. In de ontleding waarbij geen rekening gehouden werd met de mogelijke aanwezigheid van linkage was de som der kwadraten der afwijking 0,08586017 zodat de aanwezigheid van linkage verantwoordelijk was voor het verhogen van de S.K.A. met 0,08204083.

Daar nu én linkage én de som der kwadraten der afwijkingen slechts over één vrijheidsgraad beschikken geeft de volgende verhouding de berekende F' waarde:

$$\frac{0,08204083}{0,00381934} = 21,48.$$

Verder weet men dat voor één vrijheidsgraad  $\sqrt{F} = t$ , zodat  $t = 4,635$  de waarschijnlijkheid van een wezenlijk verschil tussen de verscheidenheid ligt dus tussen 0,20 en 0,10.

343. Besluiten.

- 1) Deze probaliteit is te laag om een geldig bewijs te leveren van de aanwezigheid van linkage, hoewel nu juist door deze veronderstelling te maken een nauwkeuriger waarde van H wordt verkregen.
- 2) De andere kruisingen werden ook getest op linkage, bij geen enkel kon met zekerheid linkage vastgesteld worden hoewel voor sommige eigenschappen een hogere probaliteit voor de D en H componenten werd bekomen.

344. Bespreking.

- Verschillende veronderstellingen liggen nu voor de hand:

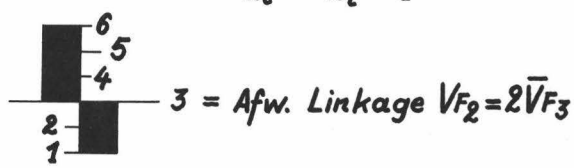
- 1) Er is geen linkage en het is zinneloos per se de aanwezigheid er van te willen bepalen.
- 2) Er is gedeeltelijk linkage maar het is onmogelijk deze aan te wijzen met de gegevens waarover men beschikt, doordat het aantal vrijheidsgraden herleid wordt tot één wanneer verondersteld wordt dat linkage aanwezig is. Het gevolg hiervan is dat F zeer groot moet zijn wil men wezenlijke verschillen bekomen tussen de verscheidenheden. Deze verscheidenheden zijn echter functie van afwijkingen die gedeeltelijk van het milieu voortspuiten zodat men tot gelijkaardige besluiten komt als in 332. nm. dat de nauwkeurigheid waarmee  $S^2F_2$ ,  $S^2\bar{F}_3$ , cov.  $F_2/F_3$  kunnen bepaald worden, de verdere ontleding beïnvloeden. We zullen de middelen die de nauwkeurigheid zouden kunnen verhogen hier niet meer bespreken, vermits ze dezelfde blijven als in 332.

- Zoals we reeds gezien hebben verschilt de component D van  $S^2F_2$ ,  $S^2\bar{F}_3$ , cov.  $F_2/F_3$  van component D' van de  $\bar{S}^2F_3$  door  $(1-2p)$ . Het grootste verschil zal bekomen worden voor  $p = 0,2$  of  $p = 0,3$  en het kleinste voor  $p = 0,1$  of  $p = 0,4$ . We weten dat zonder linkage  $S^2F_2 - 2 \bar{S}^2F_3 = 0$ .

Bij aanwezigheid van linkage en voor  $p = 0,2$  of  $0,3$  wordt dit verschil in het eenvoudigste geval gedeeltelijk koppeling tussen

D		LINKAGE																	
H		K	K	K	K	K	R	K	R	R	K	R	K	R	K	R	R	R	
DOMINANTIE	S																		
	S																		
	S																		
	S																		
	S																		
	T																		
	S																		
	T																		
	T																		
	S																		
	T																		
	S																		
	T																		
	T																		
	T																		
	T																		

$$d_i = R_i = 1$$



GRAFIEK. 7

twee genen).

$$S^2 F_2 - 2 \bar{S}^2 F_3 = 0,48 d_a d_b$$

voor het geval  $p = 0,1$  of  $0,4$  wordt dit verschil  $= 0,32 d_a d_b$ .

Indien nu  $n$  genen aanwezig zijn waaronder enkele in repulsie en andere in koppeling dan wordt het verschil kleiner.

Voor  $H$  en  $H'$  kan een gelijkaardige redenering gehouden worden mits rekening te houden met de term  $(1-2p+2p^2)$  in plaats van  $(1-2p)$  en met de mogelijke samen en tegenwerking der heterozygoten.

MATHER (47) heeft de evolutie van het verschil tussen  $S^2 F_2$  en  $\bar{S}^2 F_3$  grafisch voorgesteld voor alle mogelijke combinaties van 4 genen.

In grafiek nr. 7 veronderstelt men dat alle  $d$ 's en  $h$ 's gelijk zijn aan 1 zodat de nullijn gelijk is aan drie (afwezigheid van linkage).

$K$  = koppeling,  $R$  = repulsie,  $S$  = samenwerking,  $T$  = tegenwerking.

Zo wordt  $\frac{ABcd}{abCD}$  voorgesteld door  $K:R:K$  terwijl  $T.S.T.$  beduidt

dat  $h_1$  en  $h_4$  gelijke tekens hebben maar tegengesteld aan  $h_2$  en  $h_3$ .

Uit deze grafische voorstelling kan afgeleid worden dat zelfs in bepaalde gevallen van linkage geen verschil te merken is tussen  $S^2 F_2$  en  $2 \bar{S}^2 F_3$  en dat bepaalde combinaties dezelfde verschillen geven.

Verder moet nog gewezen worden op het feit, dat linkage des te moeilijker zal bepaald worden naarmate  $D$  en  $H$  kleiner zijn, vermits automatisch  $D$  en  $D'$  enerzijds en  $H$  en  $H'$  anderzijds beter op elkaar zullen gelijken zodat de verhouding tussen de verscheidenheid van de ontleding met  $\bar{S}^2 F_3$  en deze zonder  $\bar{S}^2 F_3$  in grotere mate zal beïnvloed worden door proeffouten die de kleine verschillen zullen verbergen. Aan deze verschillende inconveniënten kan grotendeels verholpen worden indien  $D'$  en  $H'$  afzonderlijk kunnen bepaald worden. Dit wordt mogelijk indien  $F_4$  bastaarden voorhanden zijn.

### 35. Aantal Genen.

Het bepalen der componenten D en H door de ontledingsmethodes voorgesteld in vorige paragrafen, geeft ons echter nog geen aanduiding over het aantal genen die het kenmerk beheersen. Het bepalen van dit aantal is in sommige gevallen van het grootste nut voor de veredeling. Is het aantal beperkt, dan zijn de kansen voor het bekomen van zuivere lijnen in de eerste splitsende generaties veel groter dan indien een groot aantal genen de eigenschap beïnvloeden. In deze sectie zullen de twee belangrijkste methodes die in de kwantitatieve genetica voor de bepaling van het aantal genen worden aangewend, voorgesteld en besproken worden. Het is ons niet mogelijk alle voorgestelde formules in detail te bespreken en we verwijzen voor meer uitleg naar de verschillende auteurs. Voegen we er nog aan toe dat alle formules op even waarschijnlijke hypothesen berusten.

#### 350 Theorie.

In de veronderstelling dat de genen van het type AA(2d) aanwezig zijn bij een zuivere lijn Px en de genen van het type aa(o) bij de andere zuivere lijn Py dan is het halve verschil tussen de gemiddelden der twee ouders ( $\frac{P_x - P_y}{2}$ ) gelijk aan  $\sum d_i$ .

Is daarenboven de invloed van elke gen gelijk ( $d_1 = d_2 = \dots = d_n$ ) dan kan het aantal (n) genen bepaald worden volgens de formule voorgesteld door WRIGHT (85)

Vermits  $\sum (d_1 + d_2 + \dots + d_n) = nd$  en anderzijds

$$D = \sum (d_1^2 + d_2^2 + \dots + d_n^2) = nd^2$$

$$\text{is } \frac{(nd)^2}{nd^2} = n.$$

Het aantal genen wordt ons dus gegeven door de verhouding tussen het kwadraat van het halve verschil tussen de ouders en de component D.

In plaats van de ouders en D als maatstaf te nemen kunnen ook de



$F_1$  bastaard en de component H dienen.

Men heeft immers dat  $(F_1 - \frac{Px-Py}{2}) = \sum (d_i + h_i) - \sum d_i = \sum h_i$ .

Indien zoals hierboven  $h_1 = h_2 = \dots = h_n$ .

dan heeft men  $\sum (h_1^2 + h_2^2 + \dots) = nh$ .

en vermits  $H = (h_1^2 + h_2^2 + \dots) = nh^2$ .

geeft de verhouding  $\frac{(nh)^2}{nh^2}$  het aantal (n) genen.

### 351. Bespreking.

a) Indien nu  $d_1 \neq d_2 \neq d_n$  dan zal het berekend aantal  $n_1$  kleiner zijn dan de werkelijke waarde van n. Men kan de afzonderlijke waarden  $d_1, d_2, d_n$  als volgt schrijven:

$$d_1 = (d + x_1), d_2 = (d + x_2), d_n = (d + x_n)$$

$$\text{waarin } d = \frac{d_a + d_b + \dots + d_n}{n}$$

De teller wordt  $\sum (d_1 + d_2 + \dots + d_n) =$

$$\sum d + (x_1 + x_2 + \dots + x_n)$$

maar daar  $\sum (x_1 + x_2 + \dots + x_n) = 0$

$$\text{is } \sum d = nd \text{ of } (\sum d)^2 = n^2 d^2$$

De noemer wordt:  $\sum (d_1^2 + d_2^2 + \dots + d_n^2) =$

$$\sum d^2 + 2d (x_1 + x_2 + \dots + x_n) + (x_1^2 + x_2^2 + \dots + x_n^2)$$

$$\text{of } \sum d^2 + \sum x^2$$

$$\text{zodat } n_1 = \frac{n^2 d^2}{n d^2 + \sum x^2} \text{ en dus kleiner dan } n \text{ vermits}$$

$\sum x^2$  nooit kan gelijk zijn aan 0 tenzij  $d_a = d_b = \dots = d_n$ .

- b) Indien de genen niet volgens de hypothese verdeeld zijn dan is de waarde van  $\sum d_i$  niet meer gelijk aan  $nd$ , terwijl de component  $D$  gelijk blijft,  $n_1$  is opnieuw kleiner dan de reële waarde  $n$ . In het geval de ouders gelijk zijn wordt  $n_1$  zelfs nul.
- c) De bepaling van het aantal genen zich steunend op  $\sum h$  en  $\sum H$  hebben dezelfde inconveniënten.

### 352. Theorie.

PANSE (39) heeft een formule uitgewerkt waarbij met de isodirectionele verdeling der  $d$ 's en der  $h$ 's geen rekening moet gehouden worden.

Uit 330 weten we dat de genotypische verscheidenheid der  $F_2$  twee maal groter is dan de gemiddelde genotypische varians der  $F_3$  families.

$$S^2_{(g+h)F_2} = 2 \bar{S}^2_{(g+h)F_3}$$

Nemen we het eenvoudigste geval waarbij slechts 2 genen A en B betrokken zijn. Door zelfbestuiving van de  $F_2$  zal de  $F_3$  voor 25% samengesteld zijn uit families die voor twee genen heterozygoot zijn, voor 50% uit families die voor een gen heterozygoot zijn en voor 25% uit homozygote families voor zover geen linkage voorkomt.

Om vereenvoudigingsredenen stellen we de varians van de dubbele heterozygoten voor door  $a+b$ , deze van de A heterozygoten door  $a$ , en deze van de B heterozygoot door  $b$ . De families voortspuitend uit de homozygote  $F_2$  hebben vanzelfsprekend geen verscheidenheid. De gemiddelde genotypische varians der  $F_3$  families is dus;

$$\frac{(a+b) + (a) + (b) + (0)}{4} = \frac{1}{2} (a+b)$$

De verscheidenheid dezer verschillende verscheidenheden is dus:

$$s^2 \cdot \bar{s}^2_{F_3} = \frac{1}{4} (a^2 + b^2)$$

vermits de som der kwadraten der afwijking van de verscheidenheden van de  $F_3$  families gelijk is aan:

$$(a+b)^2 + (a)^2 + (b)^2 - \frac{(2a+2b)^2}{4} = (a^2 + b^2)$$

Indien men aanneemt dat de varians der A evengroot is als deze der B i.a.w. indien:

$$d^2_1 = d^2_2 = \dots d^2_n \text{ en } h^2_1 = h^2_2 = h^2_n$$

dan kan geschreven worden dat  $\bar{s}^2_{(g+h)F_3} = \frac{1}{2} n \cdot a$  en dat

$s^2 \cdot \bar{s}^2_{F_3} = \frac{n \cdot a^2}{4}$  zodat de volgende verhouding het aantal genen bepaalt.

$$\frac{(\bar{s}^2_{(g+h)F_3})^2}{(s^2 \cdot \bar{s}^2_{F_3})} = n.$$

### 353. Bespreking.

- Zoals voor  $n_1$  kan nu nagegaan worden wat er met:  $n$  gebeurt indien de varians van ieder gen niet volledig gelijk is. Met dezelfde beredenering komt men tot het besluit dat  $n_2$  altijd kleiner zal zijn dan de reële waarde:  $n$ , vermits de noemer zal vergroten en dit in veel grotere mate dan de noemer van  $n_1$  vermits de term  $\sum x^2$  in de teller de afwijkingen  $d^2_1, d^2_2, d^2_n$  voorstellen in plaats van de afwijkingen  $d_1, d_2, \dots, d_n$ .
- Anderzijds is  $n_2$  niet onderhevig aan de voorwaarde van de isodirectionele verdeling der " $d_n$ " zoals dit het geval was voor  $n_1$ .

354. Besluit.of  $n_2$ 

Volgens de schikking der genen zal  $n_1$  dichter bij de reële waarde van  $n$  liggen. Niet te min blijven beide, functie van het vrij uitmengen der genen, zodat bij linkage deze voorwaarde ook niet voldaan wordt. Het vaststellen van linkage is zoals we gezien hebben, des te moeilijker naarmate de probaliteit van recombinantie de waarde 0,5 benadert.

Anderzijds zullen bij volledige linkage 2 genen als één enkel aanzien worden. Uit deze enkele vaststellingen die zouden moeten aangevuld worden door de verschillende hypothesen die reeds vooropgezet werden in vorige hoofdstukken, blijkt dat het werkelijk aantal genen, op enkele uitzonderingen na, niet zal kunnen bepaald worden. Hetgeen wel bepaald wordt door  $n$  is het aantal "effectieve factoren".

Om dit begrip nauwer te omschrijven nemen we bv. aan dat 2 zuivere lijnen verschillend zijn voor een groot aantal genen die verdeeld liggen over de verschillende chromosomen. De combinantie der genen is zoals geweten bepaald door het aantal chiasmata zodat, de genen die per chromosomendeel voorkomen, te zamen worden overgeërfd en zich als eenheid gedragen. Het aantal dezer overervingseenheden of effectieve factoren wordt dus enerzijds beïnvloed door het haploïd aantal chromosomen en anderzijds door het gemiddeld aantal chiasmata per bivalent. De maximum waarde van  $n$  zal dus de som zijn dezer twee componenten. Deze som werd door DARLINGTON (17) betiteld als "recombinatie index".

Daar nu de plaats van chiasmatavorming kan veranderen van generatie tot generatie, en zelfs van kern tot kern, blijft het aantal effectieve factoren ook niet constant en verandert  $n$  van waarde. De effectieve factor kan dus een veranderlijke eenheid worden hetgeen opnieuw het verschil doet uitkomen tusschen de kwantitatieve en de Mendelse ontleding.

Bij deze laatste is de gen een vaste eenheid die in de meeste gevallen een duidelijke invloed uitoefent op het genotype. Het opsporen van pleiotropie en van mutatie is bij effectieve factoren

zeer moeilijk, om niet te zeggen onmogelijk, vermits de gen niet meer als eenheid kan worden opgespoord.

Linkage krijgt nu ook een andere betekenis, het is niet meer de verbinding tussen twee genen, maar wel de verbinding tussen twee reeksen genen, tussen twee effectieve factoren of tussen twee chromosomensegmenten.

Het bepalen van  $n_1$  en  $n_2$  blijft echter zeer interessant. Indien deze waarden binnen bepaalde grenzen constant blijven dan mag aan genomen worden dat het aantal chiasmata ook constant blijft zodat linkage van effectieve factoren bijna niet voorkomt.

Het berekenen van  $n_1$  en  $n_2$  kan ook helpen bij het vaststellen van het minimum aantal te selecteren planten in de volgende generaties, voorzover men daarbij rekening houdt met de variatiemogelijkheid van deze indices en voor zover men ook andere criteria, die in de volgende hoofdstukken zullen besproken worden, in acht neemt.

### 355. Voorbeelden.

- 1) Bepaling van  $n_1$  schattingswaarde van het aantal ( $n$ ) effectieve factoren volgens de formule:

$$\frac{n_d^2}{nd^2} = \frac{\left(\frac{Px - Py}{2}\right)^2}{D} = n_1.$$

Voor de glazigheid kruising 01 heeft men volgende gegevens:

$$Px = 80,2$$

$$Py = 61,5$$

$$D = 21,250$$

$$\text{zodat } n_1 = \frac{\left(\frac{80,2 - 61,5}{2}\right)^2}{21,250} = 4,07$$

- 2) Bepaling van  $n_2$  schattingswaarde van het aantal ( $n$ ) effectieve factoren volgens de formules:

$$\frac{(\bar{S}^2_{(g+h)F_3})^2}{S^2 \bar{S}^2_{F_3}} = n_2.$$

Voor hetzelfde kenmerk heeft men volgende gegevens:

$$\bar{S}^2_{(g+h)F_3} = 7,413$$

$$S^2 \bar{S}^2_{F_3} = 2,991$$

Voor de term  $S^2 \bar{S}^2_{F_3}$  moet volgens FISHER (23) een bemonsteringsfout afgetrokken worden die volgens dezelfde auteur ge-

lijkt is aan  $\frac{2(\bar{S}^2_{F_3})^2}{n-1}$  waarin  $n$  het aantal metingen voorstelt

per  $F_3$  familie. Deze correctiefactor is dus afhankelijk van het aantal metingen per familie en van het aantal  $F_3$  families.

$$\frac{2(\bar{S}^2_{F_3})^2}{n-1} = \frac{2(8,712)^2}{99} = 1,518$$

$$\text{Men heeft dus dat } n_2 = \frac{(7,413)^2}{1,473} = 37,3.$$

- 3) In volgende tabel worden de schattingswaarden  $n_1$  en  $n_2$  gegeven van het aantal effectieve factoren der verschillende eigenschappen.



TABEL n<sup>o</sup> 356.

=====

Aantal effectieve factoren.

Kenmerken	Kruising 01		Kruising 02		Kruising 03		Kruising 04		Kruising 05	
	n <sub>1</sub>	n <sub>2</sub>	n <sub>1</sub>	n <sub>2</sub>	n <sub>1</sub>	n <sub>2</sub>	n <sub>1</sub>	n <sub>2</sub>	n <sub>1</sub>	n <sub>2</sub>
Korrellengte	<0	36,69	<0	10,07	1,25	6,18	<0	12,14	1,48	32,73
Korrelbreedte	1,22	2,22	2,48	11,10	1,49	6,29	5,40	5,20	2,45	7,45
Korreldikte	1,38	10,68	5,69	9,31	1,46	<0	1,32	21,66	1,86	13,41
Glazigheid	4,07	<u>37,3</u>	15,82	<u>17,17</u>	12,41	13,34	3,33	31,50	3,83	24,54
Planthoogte	<0	1,15	<0	2,16	1,07	<u>4,01</u>	1,82	3,25	1,82	<u>3,15</u>
Fluimlengte	1,40	<u>4,56</u>	1,50	<u>3,15</u>	<0	8,14	1,68	<u>2,56</u>	1,37	4,15
Uitstoeeling	3,23	26,15	2,74	2,04	3,04	5,16	2,00	5,16	3,04	10,01

Bespreking.

- Zoals men uit voorgaande tabel kan merken is  $n_2$  in de 33 gevallen groter dan  $n_1$ . Dit zou volgens de veronderstelling gemaakt bij het opstellen der formules te wijten zijn aan het feit dat alle + allelomorphen en alle - allelomorphen niet isodirectioneel verdeeld zijn. Laat ons het voorbeeld dat uitgewerkt werd (glazigheid 01) verder onderzoeken. We weten dat dit kenmerk kan variëren van 0 tot 100 d.w.z. van volledig meelachtig uitzicht van de korrel tot volledige glazigheid. De variëteit Py die een glazigheid van 61,5 vertoont mag dus niet aanzien worden als drager van alle - allelomorphen zoals trouwens Px (gl. 80,2) evenmin als drager van alle + allelomorphen mag beschouwd worden. De schattingswaarde  $n_1$  zal dus langs de lage kant liggen. Om zich op  $n_1$  te mogen steunen zouden we kruisingen moeten uitvoeren met variëteiten die op de uitersten van de schaal gelegen zijn. Bij de kruisingen 02 en 03 van het zelfde kenmerk die uitgevoerd werden met  $Px = 45,7$  en  $Py$  respectievelijk gelijk aan 81,0 en 80,2 vindt men reeds een veel grotere waarde voor  $n_1$  die trouwens een goede overeenkomst vertoont met  $n_2$ .
- Voor de andere kenmerken mag ook verondersteld worden dat  $n_1$  zeer waarschijnlijk kleiner zal zijn dan  $n$ , daar : de gebruikte kruisingspartners evenmin drager zijn van het kenmerk in zijn uiterste vorm.
- Voor  $n_2$  moet nagezien worden of de componenten van D en H met nauwkeurigheid werden bepaald uit de verschillende equaties (tabel 331) daar de teller  $(\bar{S}^2 F_3)^2$  uit deze componenten is samengesteld. De onderlijnde gegevens in vorige tabel (356) hebben dus een grotere waarschijnlijkheid dan de overige, voor zover men aanneemt dat de verschillende " $d^2$ " gelijk zijn.
- Theoretisch kan  $n_2$  kleiner of groter zijn dan  $n_1$ , vermits het aantal chiasmata niet constant is. De twee duidelijke afwijkingen in tabel 356 vallen echter samen met de kleinere nauwkeurigheid van D zodat het milieu hiervan de grootste verant-

woordelijkheid moet dragen.

- Volgens dat  $n_1$  en  $n_2$  groot of klein zijn, zal men trager of sneller tot zuivere lijnen kunnen komen en zullen de kansen om in vroege generaties homozygoten af te zonderen klein of groot zijn.

Voor het kenmerk glazigheid zal het waarschijnlijk een hele tijd duren alvorens men uit de verschillende kruisingen een zuivere lijn zal kunnen afzonderen met een hoge glazigheid.

---

### 36. De erfelijkheidsgraad.

---

#### 360. Theorie.

De erfelijkheidsgraad (heritability) van een kwantitatief kenmerk, meet het gedeelte van de totale verscheidenheid dat toe te schrijven is aan het gemiddeld effect der genen en bepaalt aldus de graad van gelijkenis tussen verwanten. Verder is de erfelijkheidsgraad een van de belangrijkste middelen om de teeltwaarde (breeding value) uit de fenotypische waarden af te leiden. Deze laatste kan rechtstreeks gemeten worden, maar de teeltwaarde die in feite invloed zal hebben op de volgende generaties en die de uitlezingen der individuen zal bepalen, moet berekend worden.

Als algemene formule van de erfelijkheidsgraad kan volgende verhouding van WRIGHT (84) vooropgezet worden.

$$E = \frac{s^2_{g_1}}{s^2} \quad \text{waarin } E = \text{erfelijkheidsgraad.}$$

- 1) PANSE (59) LUSH (43) en ROBINSON en alt (69) drukken de erfelijkheidsgraad als volgt uit:

$$E_1 = \frac{\text{Cov. } F_n / F_{n-1}}{s^2_{F_{n-1}}}$$

of met de reeds gebruikte symbolen en voor  $F_n = F_3$  wordt:

$$E_1 = \frac{\frac{1}{2} D + \frac{1}{8} H}{\frac{1}{2} D + \frac{1}{4} H + M}$$

Mogelijke fouten bij de toepassing van deze formule kunnen spruiten uit het feit dat de  $F_3$  en  $F_2$  generaties niet in hetzelfde seizoen worden geteeld en dat aldus de invloed van het milieu

soms een grote rol gaat spelen.

- 2) SMITH (74) en WARNER (82) houden enkel en alleen rekening met het erfelijk onveranderlijk gedeelte zodat

$$E_2 = \frac{\frac{1}{2} D}{\frac{1}{2} D + \frac{1}{4} H + M}$$

Het bepalen van  $E_2$  veronderstelt dat de componenten D en H afzonderlijk werden bepaald tenzij men over back-crosses beschikt vermits volgens MATHER de totale varians van de terugkruisingen:

$$S^2(P_x)(F_1) + S^2(P_y)(F_1) = \frac{1}{2} D + \frac{1}{2} H + 2M$$

$$E_2 \text{ wordt dan} = 2 - \frac{S^2(P_x)(F_1) + S^2(P_y)(F_1)}{S^2 F_2}$$

Deze laatste formule biedt het voordeel dat noch M noch D en H moeten bepaald worden, verder kunnen terugkruisingen en  $F_2$  in hetzelfde seizoen gekweekt worden.

- 3) MAHMUD en KRAMER (44) en GOTOH (26) menen dat men rekening moet houden met de genotypische varians, zij stellen volgende formule voor:

$$E_3 = \frac{\frac{1}{2} D + \frac{1}{4} H}{\frac{1}{2} D + \frac{1}{4} H + M}$$

$$\text{of } E_3 = 1 - \frac{M}{S^2 F_2}$$

Bij deze formule heeft men wel M te bepalen maar anderzijds moeten D noch H berekend worden. M kan gemakkelijk afgeleid worden uit de varians van de ouders die in hetzelfde seizoen als de  $F_2$  kunnen uitgezaaid worden.  $E_3$  is in feite de erfelijkheidsgraad

in brede zin. Van de drie voorgestelde formules is de berekening van  $E_3$  het eenvoudigst en kan daarenboven zeer vroeg toegepast worden. Hoewel de drie bepalingen van de erfelijkheidsgraad verschillend zijn, bestaat er toch een zeker verband tussen  $E_1$ ,  $E_2$  en  $E_3$  vermits :

$$E_1 = \frac{E_2 + E_3}{2}$$

Het aantal te selecteren planten in de  $F_2$  is omgekeerd evenredig met de erfelijkheidsgraad, hoe hoger deze is, hoe kleiner het aantal uitgelezen planten mag zijn dit in functie van een gekozen probaliteit.

Het is inderdaad mogelijk de  $F_2$  in een zeker aantal klassen in te delen die wezenlijk verschillend zijn van elkaar. Voor de grens 0,05 bv. weet men dat dit aantal ons zal gegeven worden door volgende formule :

$$n = \frac{4 \times \text{standaardafwijking van de } F_2}{2 \times \text{standaardafwijking van de fout}}$$

$$\text{of } n = \frac{2\sqrt{S^2 F_2}}{\sqrt{M}}$$

$$\text{en vermits } n = \frac{2}{\sqrt{\frac{\frac{1}{2}D + \frac{1}{4}H + M - \frac{1}{2}D + \frac{1}{4}H}{\frac{1}{2}D + \frac{1}{4}H + M}}}$$

$$\text{is } n = \frac{2}{\sqrt{1 - E_3}}$$

$$\text{of } \frac{1}{n} = \frac{1}{2}\sqrt{1 - E_3}$$

De waarde van  $n$  geeft ons het minimum aantal planten dat men zal moeten overhouden uit de  $F_2$  wil men geen gevaar lopen interessante typen uit te schakelen. Indien een kleinere fractie van de planten zou behouden worden dan zullen planten geweerd worden die niet



wezenlijk verschillen van deze die overgehouden worden. De fractie wordt vanzelfsprekend gekozen in functie van het nagestreefd doel (grootste of kleinste waarde). Bij de uitgelezen planten zullen volgens de grootte van de dominantie een zeker aantal heterozygoten aanwezig zijn zodat, rekening gehouden met het uitlezingsprocent en de dominantie, de snelheid kan geschat worden waarmee een bepaalde eigenschap zal gefixeerd worden.

### 36II. Voorbeelden.

1) Berekening van de erfelijkheidsgraad volgens de formule:

$$E_1 = \frac{\text{Cov. } F_2/F_3}{S^2_{F_2}}$$

voor het kenmerk korrellengte 04 heeft men:

$$E_1 = \frac{0,2288}{0,3072} = 74\%$$

2) Berekening van de erfelijkheidsgraad in <sup>n</sup>enge betekenis:

$$E_2 = \frac{1/2 D}{S^2_{F_2}}$$

voor hetzelfde kenmerk vindt men dat:

$$E_2 = \frac{0,1888}{0,3072} = 61\%$$

3) Berekening van de erfelijkheidsgraad in brede betekenis:

$$E_3 = \frac{1/2 D + 1/4 H}{S^2_{F_2}}$$

voor hetzelfde kenmerk vindt men dat:

$$E_3 = \frac{0,2688}{0,3072} = 87\%$$

4) Berekening van het minimum procent uit te lezen planten in de  $F_2$

$$\frac{1}{n} = \frac{1}{2} \sqrt{1 - E_3}$$

voor hetzelfde kenmerk heeft men dat:

$$\frac{1}{n} = \frac{1}{2} \sqrt{1 - 0,87} = 0,18$$

De totale verscheidenheid van de  $F_2$  kan dus in ongeveer 5 wel verschillende klassen onderverdeeld worden. Vermits men voor de korrel een grotere lengte tracht te selecteren zal men de klas met het hoogste gemiddelde weerhouden. Deze klas zal minimum 18% van het totaal aantal planten behelzen.

De volgende tabel geeft de waarden van  $E_1$ ,  $E_2$  en  $E_3$  en het minimum procent uit te lezen planten in de  $F_2$ .

T A B E L 362.

	Kruising 01				Kruising 02				Kruising 03				Kruising 04				Kruising 05			
	E <sub>1</sub>	E <sub>2</sub>	E <sub>3</sub>	%	E <sub>1</sub>	E <sub>2</sub>	E <sub>3</sub>	%	E <sub>1</sub>	E <sub>2</sub>	E <sub>3</sub>	%	E <sub>1</sub>	E <sub>2</sub>	E <sub>3</sub>	%	E <sub>1</sub>	E <sub>2</sub>	E <sub>3</sub>	%
Korrellengte	66	54	78	24	59	49	69	28	49	39	58	32	74	61	87	18	75	62	89	17
Korrelbreedte	73	61	86	19	67	53	80	23	83	77	89	17	40	32	47	37	52	41	64	34
Korreldikte	35	28	41	39	26	21	30	42	78	63	92	14	55	50	60	32	53	44	62	31
Glazigheid	59	48	71	27	76	70	82	21	82	70	94	12	78	75	81	22	80	65	94	12
Hoogte v/d, plant	78	67	90	16	75	60	90	16	89	85	94	12	89	83	95	11	87	85	90	16
Pluimlengte	58	41	76	25	60	49	72	27	55	50	60	32	72	60	85	20	70	56	84	20
Uitstoeling	59	52	66	29	70	59	81	22	82	66	98	7	71	58	83	21	88	82	93	13

## Besprekingen:

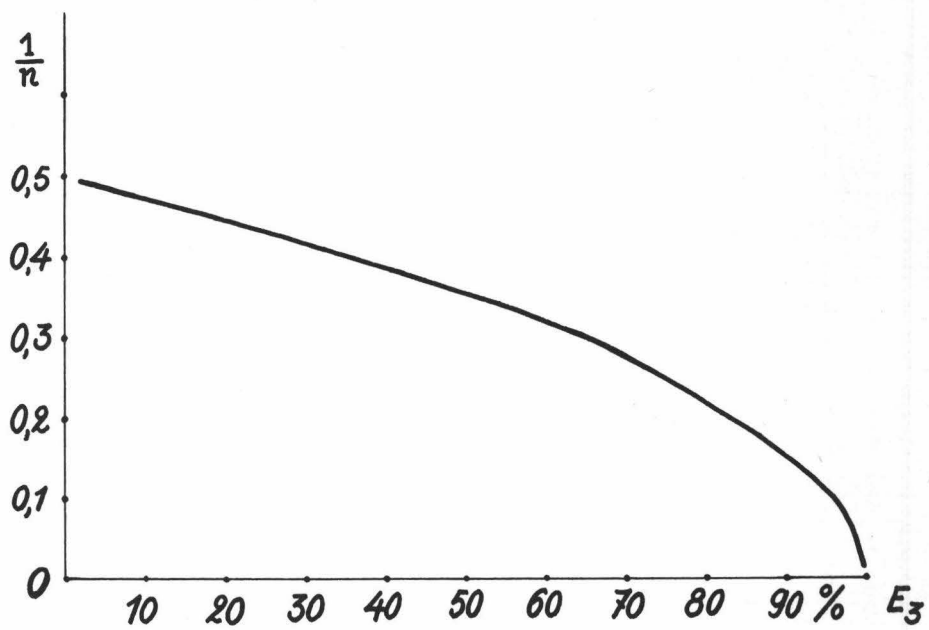
---

Afgezien van het feit dat de 3 coëfficiënten, die voor de bepaling van de erfelijkheidsgraad werden gebruikt uit verschillende componenten bestaan, is  $E_2$  deze die als de nauwkeurigste mag beschouwd worden, niet omdat  $E_2$  restrictief is maar omdat de fouten die op D gemaakt worden ongeveer 10 maal kleiner zijn dan deze op H.

De coëfficiënten  $E_1$  en  $E_3$  hebben slechts waarde voor de 7 kruisingen (zie tabel) voor dewelke H wezenlijk was voor de grens 0,05. Indien we ons dus beperken tot de ontleding van  $E_2$  dan zien we dat de erfelijkheidsgraad nogal sterk schommelt zowel tussen de kruisingen als tussen de kenmerken. Gemiddeld is de erfelijkheidsgraad echter het grootst (76%) bij de hoogte van de plant en het kleinst ~~at~~ bij de korrel dikte (41,1%).

Bij het eerste kenmerk is de verscheidenheid van de  $F_2$  voor meer dan 75% te wijten aan de additieve genen d.w.z. dat het uiterlijk van de plant een goede weergave is van haar genetische samenstelling. De gemiddelden per kruising zijn respectievelijk 50, 51, 64 59 en 62 zodat men mag verwachten dat bij kruising 03 en 05 de gezochte kenmerken gemakkelijker fenotypisch zullen herkend worden. Dit neemt echter niet weg dat kenmerk per kenmerk en kruising per kruising moet nagegaan worden aan de hand van de bekomen  $E_2$  coëfficiënt in tabel 362, terwijl de gevolgtrekkingen, die hierboven werden vermeld, als algemeen moeten aanzien worden en te vergelijken zijn met resultaten van andere kruisingen waarbij eventueel één of ander ouder opnieuw als kruisingspartner zou kunnen gekozen worden. Het minimum procent uit te lezen planten in  $F_2$  varieert evenveel als de erfelijkheidsgraad  $E_2$  zodat de besluiten, die hierboven werden getrokken uit de ontleding van de  $E_2$  coëfficiënt, hier zouden kunnen herhaald worden hoewel er geen correlatie bestaat tussen die twee factoren.

Het aantal verschillende klassen kan alleen functie worden van  $E_2$  wanneer de component H nul is (intermediaire overerving) of zeer kleine waarde aanneemt, vermits in dit geval  $E_2 \approx E_3$ .



GRAFIEK 8

Indien men over backcrosses beschikt kan men de aanwezigheid of afwezigheid van dominantie testen zonder D en H, afzonderlijk te moeten bepalen vermits de waarde van  $E_2$  uit backcrosses kan afgeleid en vergeleken worden met  $E_3$  waarvan de functie grafisch voorgesteld is in grafiek n<sup>o</sup> 9.

Zoals men uit de grafiek kan afleiden is  $E_3$  een curvilineaire functie van  $\frac{1}{n}$  zodat dominantie des te groter zal zijn naarmate:

- 1) het verschil tussen  $E_2$  en  $E_3$  groter is.
- 2) voor eenzelfde verschil naarmate  $E_3$  kleiner is.

In tabel 362 vindt men het grootste verschil (35) voor het kenmerk pluimlengte Ol. We weten dat voor deze eigenschap H groter was dan D (cfr. tabel 331). Voor de kenmerken glazigheid Ol en hoogte van de plant Ol is het verschil gelijk (23).

$E_3$  is echter het kleinst voor het eerste kenmerk zodat voor deze eigenschap een grotere waarde mag verwacht worden voor de verhouding  $\frac{h}{d}$ .

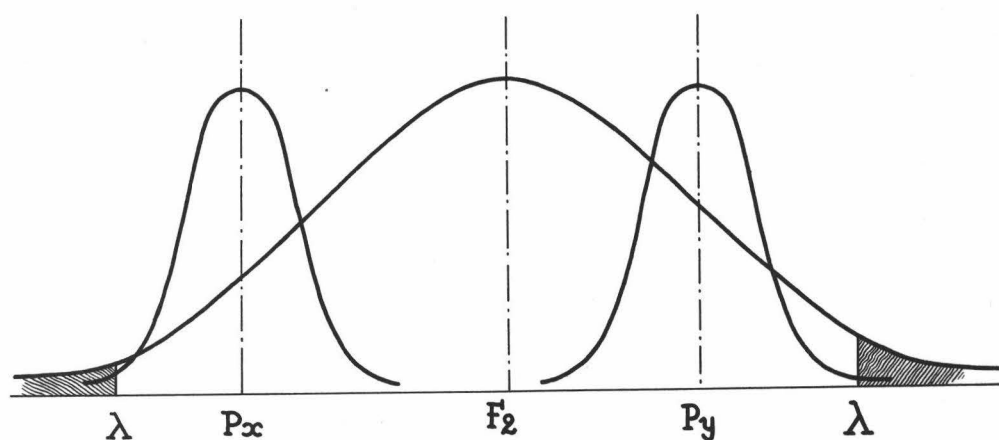
Uit tabel 331 leiden we af dat voor de glazigheid Ol deze verhouding gelijk is aan 0,92 terwijl voor de hoogte van de plant Ol  $\frac{h}{d} = 0,82$ .



### 37. Transgressiegraad.

#### 370. Theorie.

De transgressiegraad behandeld door ECOCHARD (21) is nauw verbonden met de erfelijkheidsgraad. Volgens deze auteur kan de transgressiegraad schematisch als volgt voorgesteld worden:



GRAFIEK 9

Het is het procent  $F_2$  planten dat ten aanzien van het beschouwde kenmerk, wezenlijk groter of kleiner is dan de grootste of kleinste ouder. De nuttige transgressiegraad is het procent der planten dat beter is dan de beste ouder. Het heeft dus veel gelijkenis met superdominantie of onderdominantie volgens dat de beste ouder de grootste of de kleinste waarde bezit. De minimumwaarde der planten die wezenlijk beter zullen zijn dan  $P_y$  wordt gegeven door volgende vergelijking.

$$\lambda = \bar{P}_y + 2 \text{ SM}$$

Deze minimumwaarde wijkt van het gemiddelde van  $F_2$  af.

$$\text{van } \lambda - \bar{F}_2$$

en dit verschil heeft als herleide afwijking

$$x = \frac{\lambda - \bar{F}_2}{\sqrt{S^2_{F_2}}} \quad \text{of} \quad x = \frac{\bar{P}_y - \bar{F}_2 + 2 \text{ SM}}{\sqrt{S^2_{F_2}}}$$

Het procent der planten die transgressief zijn wordt ons dan gegeven door de tabel van Fisher opgesteld voor de uitdrukking.

$$\frac{1 - 0x}{2}$$

De noemer(2) is te wijten aan het feit dat enkel de helft van de normale curve mag in acht genomen worden.

Voor de planten die wezenlijk beter zullen zijn dan  $\bar{P}_x$  wordt de herleide afwijking bepaald door:

$$|x| = \frac{\bar{F}_2 - \lambda}{\sqrt{S^2_{F_2}}} \quad \text{of} \quad |x| = \frac{\bar{F}_2 - (\bar{P}_x + 2 \text{ SM})}{\sqrt{S^2_{F_2}}}$$

De transgressiegraad staat dus rechtstreeks in verband met de probabilliteit uit een kruising betere individuen dan de kruisingspartners af te zonderen. Doordat echter het minimum aantal planten dat volgens de erfelijkheidsgraad moet uitgelezen worden meestal groter is dan het aantal transgressieve planten is het bijna uitgesloten enkel deze laatste in de  $F_2$  uit te kiezen. De keuze kan echter in de volgende generatie plaats hebben, vermits het gedeelte der uitgelezen planten de potentiële transgressieve individuen bezitten.

In plaats van de ouders als maatstaf te nemen kan men evengoed een minimumwaarde kiezen die vooraf bepaald werd bij het opstellen van de veredelingsdoeleinden. Deze waarde zal  $\lambda$  vervangen. Uit de erfelijkheids- en transgressiegraad is het dus mogelijk gegevens te verkrijgen die ons inlichtingen verschaffen nopens het aantal te selecteren planten. Deze gegevens kunnen eventueel aangevuld worden door het bepalen van het aantal effectieve factoren.

371. Voorbeeld.

Voor de korrellengte, korreldikte, glazigheid en uitstoeling streven we naar grotere waarden terwijl men voor de korrelbreedte en de hoogte van de plant, de planten met de kleinste waarden zal uitlezen.

Voor de hoogte van de plant 05 heeft men volgende gegevens:

$$\bar{F}_2 = 88,2 \text{ cm.}$$

$$\bar{P}_x = 70,3 \text{ cm.}$$

$$S^2_M = 11,187$$

$$\sqrt{S^2_{F_2}} = 10,720$$

De herleide afwijking is dus :  $\frac{\bar{F}_2 - \bar{P}_x + 2 S_M}{\sqrt{S^2_{F_2}}} = 2,29$

en de transgressiegraad :  $\frac{1 - \frac{1}{2}x}{2} = 0,011$

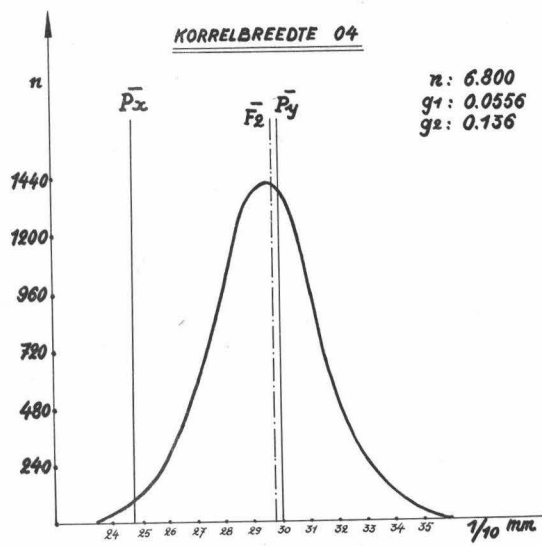
Men heeft in deze kruising 1,1% planten waarvan de hoogte wezenlijk kleiner is dan de kleinste ouder.

In volgende tabel worden de procenten transgressieve planten gegeven rekening houdend met de veredelingsdoeleinden.

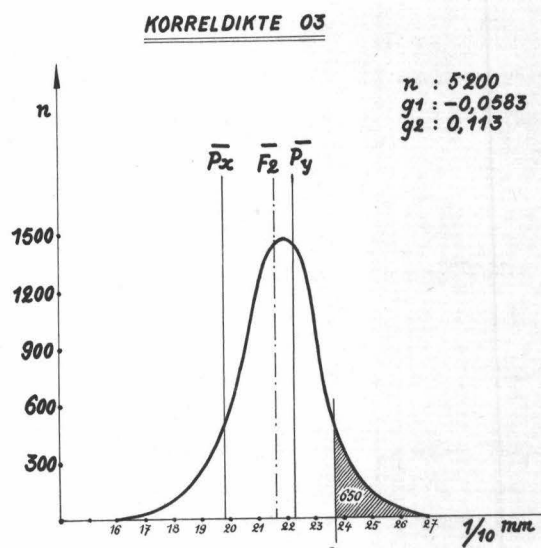
TABEL 371.

Kenmerken	Kruisingen				
	01	02	03	04	05
Korrellengte	12,00	8,00	11,00	15,00	11,00
Korrelbr.	1,45	0,01	6,50	0,0	0,20
Korreldikte	3,00	3,00	12,50	7,50	6,00
Glazigheid	0,85	0,0	0,0	0,0	3,65
Hoogte v/d plant.	9,00	4,10	13,00	2,80	1,10
Uitstoeling	0,02	1,50	0,30	4,10	0,45

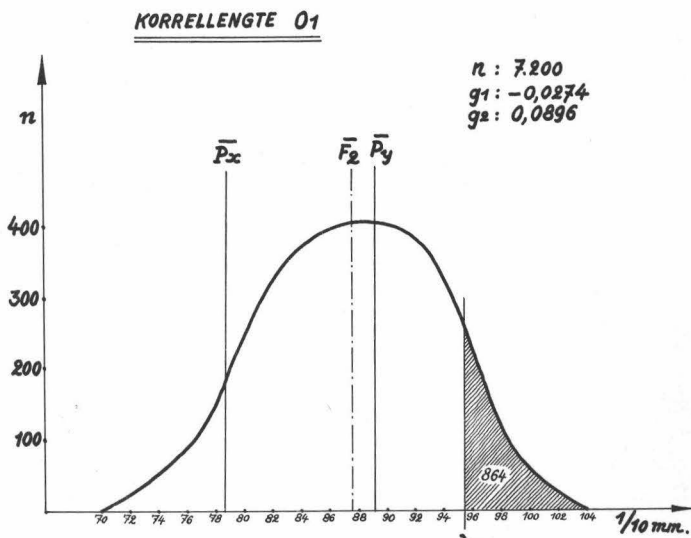
Zoals voor de erfelijkheidsgraad zijn de procenten aan sterke schommelingen onderhevig. Men kan echter opnieuw uit tabel 371 afleiden dat bij kruising 03 gemiddeld de transgressiegraad hoger ligt dan bij de andere kruisingen hetgeen in overeenstemming te



GRAFIEK 10



GRAFIEK 11



GRAFIEK 12

brengen is met de besluiten getrokken uit de ontleding van de  $E_2$  coëfficiënt. Verder is de gemiddelde transgressiegraad van de korrellengte het grootst. We geven hierbij enkele verdelingskrommen die opgesteld werden aan de hand der  $F_2$  gegevens. Het aantal waarnemingen wordt voorgesteld door  $n$ . De normaliteit dezer kurven werd nagegaan. Herinneren we eraan dat een positieve  $g_1$  duidt op een scheefheid naar rechts terwijl een positieve  $g_2$  wijst op leptokurtosis.

De coëfficiënten die bij de verdelingskrommen zijn vermeld zijn echter niet wezenlijk zodat men mag aannemen dat de kurven normaal zijn.

Stippen we terloops aan dat FISHER, IMMER en TEDIN (24) formules hebben uitgewerkt om de componenten H en D te bepalen uit de scheefheid der verdelingskrommen der  $F_2$ ,  $F_3$  families,  $F_3$  gemiddelden enz. Vermits we enkel over de verdeling der  $F_2$ 's beschikken, kunnen we deze formules niet toepassen hoewel rechtstreeks het teken van H kan bepaald worden daar de scheefheid gemeten wordt door volgende algemene formules :

$$\frac{n}{(n-1)(n-2)} \sum (x-\bar{x})^3$$

Uit de grafieken 10, 11 en 12 is het zeer duidelijk dat de gemiddelde  $F_2$  veel nauwer aanligt bij de grootste ouder dan bij de kleinste, zodat men mag veronderstellen dat de grootste waarden domineren, hetgeen in overeenstemming is met de gegevens uit tabel 33I. De verhoudingen  $\frac{h}{d}$  zijn respectievelijk voor de opeenvolgende grafieken 0,88; 0,95; 0,89.

Verder mag ook besloten worden dat men uit de besproken kruisingen veel gemakkelijker planten zal kunnen selecteren met langere en dikkere korrels dan planten waarvan de korrelbreedte kleiner is.

-----

## AUGEMENE BESLUITEN.

---

We hebben getracht de verschillende problemen, die bij het veredelen van een éénjarige zelfbestuivende plant (de rijst) betrokken zijn, te ontleden op basis van de kwantitatieve erfelijkheid.

Van bij het begin werden een zeker aantal hypothesen geformuleerd die, naarmate de ontleding verderde, door andere moesten aangevuld worden. Deze manier van handelen is enkel te verantwoorden wanneer de hypothesen kunnen getoetst worden aan de hand van proefondervindelijke gegevens. Deze experimentele gegevens moeten echter op hun beurt aan wel bepaalde eisen voldoen.

FISHER, IMMER en TEDIN (24) denken dat men minimum over 100  $F_3$  families met elk 100 planten zou moeten beschikken. In dezelfde proefopzet zouden daarenboven percelen moeten voorkomen met de ouders, de  $F_1$  en de  $F_2$ .

We hebben echter kunnen vaststellen dat in bepaalde gevallen uit een veel kleiner aantal gegevens toch interessante besluiten te trekken waren, terwijl voor de korreleigenschappen van kruising 01 waar dan toch 7200 gegevens per kenmerk werden ontleed, geen enkel besluit met nauwkeurigheid kon getrokken worden. We denken dus, dat het minimum aantal  $F_3$  families grotendeels zal afhangen van het kenmerk dat dient ontleed te worden, zodat in sommige gevallen de ontleding der 10.000  $F_3$  gegevens door FISHER voorgesteld zelfs geen nauwkeurige bepalingen der genetische componenten zal toelaten.

Anderzijds werd ook herhaaldelijk vastgesteld dat, voor eenzelfde proefondervindelijke fout en naargelang de kruisingspartners sterker van elkaar verschilden, nauwkeuriger inlichtingen verkregen werden. Voor de ontleding door regressie is het trouwens één van de voorwaarden om de methode te kunnen toepassen. Fenotypische verschillen zijn in feite even belangrijk bij de Mendelse ontleding, daar de aanwezigheid van genen alleen kan vastgesteld worden, indien fenotypische verschillende typen te voorschijn komen.

Indien twee genen, kenmerken toewegbrengen die afzonderlijk kunnen



voorkomen dan zal hun aanwezigheid redelijk gemakkelijk kunnen opgemerkt worden door de associatie van deze twee kenmerken in één fenotype.

Het is echter veel moeilijker de aanwezigheid van twee genen te bepalen wanneer zij enkel geringe uiterlijke verschillen veroorzaken.

Nemen we 2 complementaire genen dan zal de  $F_2$  bij vrije uitmendeling hun aanwezigheid verraden door de verhouding 9:7 in plaats van 3:1. De typen aaB en Abb zullen van de recessieve homozygoot Aabb kunnen gescheiden worden door verdere verbouwing. Bestaat er echter linkage tussen de twee genen dan zal, naarmate de recombinatiewaarde kleiner wordt, de verhouding 3:1 sterker benaderd worden en de typen Abb en aaB zullen daarenboven zeldzaam voorkomen. Men mag trouwens verwachten dat, wanneer de recombinatie niet volgens toeval gebeurt, de twee fenotypische klassen in volgende verhouding zullen aanwezig zijn:

$3-2p+p^2 / 1+2p-p^2$ . Is nu  $p = 0,01$ , dan wordt de verhouding 2,9801 / 1,0199 die men heel moeilijk of in het geheel niet zal kunnen onderscheiden van 3/1. Hieruit volgt <sup>dat</sup> naarmate de fenotypische verschillen kleiner worden talrijke observaties zowel bij de Kwantitatieve als bij de Mendelse ontleding nodig zijn, wil men de genetische samenstelling nauwkeurig bepalen.

Meestal is het echter zo, dat bij het opstellen van veredelingschema's, de kruisingspartners juist in functie van hun respectievelijke verschillen gekozen worden. We hebben in dit proefschrift 7 kenmerken willen ontleden, hoewel in feite het veredelingsschema opgesteld werd enkel en alleen met het oog op de verbetering van de glazigheid en de legervastheid.

Anderzijds tracht men bij elke kruising niet alleen de nagestreefde kenmerken te verbeteren maar ook de eigenschappen die reeds verworven waren, zo niet te veredelen, dan toch op peil te houden. De ontleding der 5 secundaire kenmerken was dus evenzeer van belang.

Uit hetgeen voorafgaat mag besloten worden dat het onmogelijk is bij voorbaat het minimum aantal observaties te bepalen mits deze afhankelijk zijn van de genetische constitutie die men juist tracht te bestuderen. Algemeen mag echter wel gehoopt worden dat, naarmate de invloed van het milieu kleiner is en de verschillen tussen de krui-

singspartners groter, het aantal observaties nodig voor nauwkeurige ontleding minder talrijk zal zijn. Het aantal observaties zal waarschijnlijk nooit zo gering zijn dat men, zonder de hulp van elektronische rekenmachines, deze zal kunnen verwerken vooral indien de eenheden met de welke de metingen werden verricht niet stroken met de voorwaarden die door de schaal worden vereist.

Voor de schaal is het al even moeilijk bij voorbaat te bepalen welke eenheden het meest geschikt zullen zijn. We kunnen pas na de test der additiviteit en der onafhankelijkheid vaststellen of de gekozen eenheden bruikbaar zijn. Deze aanpassing aan de 2 voorwaarden is in werkelijkheid veel meer een mathematische vereiste dan een genetische noodzakelijkheid.

We verkiezen de additieve en onafhankelijke schaal omdat de verdere statistische ontleding der gegevens wordt vergemakkelijkt.

De grootte der componenten D, H en I (interactie) zullen de schaal bepalen en doordat men nu juist I tracht te elimineren zullen eventueel D en H ook van waarde veranderen. Er is echter geen enkele reden om aan te nemen dat de aangepaste schaal waardoor I verdwijnt een juister beeld zal geven van de genetische voorstelling. Zoals het omgekeerde even min kan bewezen worden. We trachten enkel en alleen het eenvoudigste systeem uit te zoeken om een bepaalde genetische toestand te verstaan en hieruit besluiten te trekken voor de veredeling, daarbij veronderstellend dat alles zal verlopen volgens de voorgestelde eenheden. Het is ons onmogelijk de verschillende overervingsfenomenen toe te schrijven, zoals bij de Mendelse ontleding, aan wel bepaalde eenheden die de genen zijn. Wij kunnen niet verder gaan dan hun samengesteld effect globaal voor te stellen door D en door H en we moeten afstand doen van de gebruikelijke uitmendelingsverhoudingen, zonder door deze handelwijze het Mendelse overervingsmechanisme te verwerpen.

Warc dit wel het geval dan wordt het ons onmogelijk de continuëvariatic te scheiden in haar verschillende constituerende componenten: de erfelijke onveranderlijke, de erfelijke veranderlijke en het milieu of i.a.w. de homozygoten, de heterozygoten en het milieu.

Bepaalde vormen van interactie zoals epistasie, pleïtropie, complementaire factoren, kunnen heel moeilijk vastgesteld worden door het feit zelf dat de ontleding niet tot de eenheid (de gen) kan reiken. Epistasie en complementaire factoren kunnen als vorm van dominantie geïnterpreteerd worden, terwijl men pleïtropie als absolute linkage kan aanzien.

Daarenboven gaat het omschrijven van het begrip dominantie in kwantitatieve erfelijkheid niet zonder moeilijkheden gepaard. We kunnen wel aannemen dat alles wat wezenlijk van ~~inter~~intermediaire overerving afwijkt, gepaard gaat met dominantie d.w.z. dat, indien de  $F_1$  kleiner of groter is dan het gemiddelde der twee ouders, de bastaard dominantie verschijnselen vertoont.

Nu rijst een andere vraag: op welke schaal dieren de kruisingspartners gemeten te worden.

MATHER (49) geeft er een treffend voorbeeld van: laten we aannemen dat  $AA=9$ ,  $aa=1$  en  $Aa=4$  dan wordt dominantie der kleine waarden aangenomen. Indien we echter op ~~een~~ een logaritmische schaal werken dan worden  $AA=0,95$ ,  $aa=0,00$  en  $Aa=0,60$ , er is dus dominantie der grote waarden. Uiteindelijk indien we de vierkantswortel der gegevens als eenheid verkiezen dan is de overerving intermediair. Zo ook kan bewezen worden dat met schaalveranderingen dominantie kan vervangen worden door interactie en vice versa.

Uit deze enkele voorbeelden kan afgeleid worden dat dominantie en interactie, die twee wel bepaalde begrippen zijn in de Mendelse ontleding, veel minder duidelijk tot uiting komen in kwantitatieve erfelijkheid.

Het onderscheid kan zelfs volledig wegvallen door een kunstmatige verwerking van de schaal. Indien enerzijds het begrip dominantie en interactie ontleend aan MENDEL bewaard wordt, moet anderzijds rekening gehouden worden met de aanpassingen die de biometrische verwerkingen veronderstellen. In dezelfde gedachtengang moet er ~~geacht~~ geacht worden de observaties uit te leggen met de steun der genen die door de studie van MENDEL te voorschijn getreden zijn. We hebben bij het opzoeken van het aantal genen de aandacht getrokken op het verschil dat bestaat tussen de gen als kleinste mogelijke eenheid en

de gen die als eenheid dient in onze ontleding.

Om dit onderscheid duidelijk te maken werd trouwens een nieuwe term ingevoerd nm. de effectieve factor. Indien bij de Mendelse ontleding het somtijds moeilijk is de aanwezigheid van complementaire factoren vast te stellen wanneer deze niet vrij recombineren dan is de aanwezigheid van linkage tussen effectieve factoren nog moeilijker te bepalen vermits onze aandacht nooit rechtstreeks door duidelijke en zichtbare kenmerken op het feit wordt getrokken.

Wordt nu linkage vastgesteld, dan heeft men meer kans dat het aantal effectieve factoren constant zal blijven over verschillende generaties, zodat men betere voorspellingen kan maken over het minimum aantal uit te lezen planten en de snelheid waarmee de veredeling van een eigenschap zal geschieden. Is er geen linkage dan zullen die voorspellingen sterk beïnvloed worden door het toeval die het uiteenvallen der effectieve factoren in kleinere eenheden zal bevorderen of die uit kleinere groepen genen opnieuw grotere zal vormen.

We zullen waarschijnlijk nooit kunnen bepalen uit hoeveel genen een polygenen reeks is samengesteld, de kennis van dit aantal zou ons trouwens weinig helpen bij de veredeling indien we over hun onderlinge organisatie niets zouden weten. Over deze organisatie tracht men iets te vernemen door de kruisingen te testen op linkage en door hun deelname aan de totale verscheidenheid te berekenen door de bepaling van de erfelijkheidsgraad.

Welke zijn nu de praktische gevolgtrekkingen die uit de ontleding der gegevens te voorschijn komen?

1. Men kan reeds vanaf de  $F_1$  een zeker inzicht krijgen in de overerving der kenmerken voor zover men over een redelijk aantal bastaarden beschikt waarvan een ouder gemeenschappelijk is. De gegevens verkregen uit de  $P_1-F_1$  regressie kunnen verder getoetst worden door de  $P_1-F_2$  regressie. Deze methode is goed geschikt om de algemene overervingsneiging van een kenmerk te bepalen.
2. De studie der gemiddelden der  $F_1-F_2 \dots F_n$  bastaarden is minder ge-

schikt om de overerving te bepalen daar men niet alleen de isodirectionele verdeling der genen moet aanvaarden, maar ook omdat de generaties in hun geheel moeten bestudeerd worden zodat geen uitlezing mag plaats vinden gedurende 5 à 6 generaties.

Hetgeen dus eventueel kan gewonnen worden aan berekeningen gaat verloren door een geringe nauwkeurigheid der resultaten waarop men daarenboven lang moet wachten en waarvoor men grotere oppervlakten zal moeten verbouwen.

3. De verdeling der verscheidenheid en der covarians in haar componenten vraagt weliswaar het volgen der generaties tot in de  $F_3$  maar kan, in tegenstelling met regressiemethode, op om het even welke kruising of reeks kruisingen toegepast worden zonder dat daarom een ouder gemeenschappelijk moet zijn. Uit de verhouding der componenten ( $h/d$ ) en uit het teken van het erfelijk veranderlijk gedeelte ( $h$ ) kan men afleiden of men tussen de bastaarden al dan niet een groot aantal geschikte individuen zal vinden die aan de veredelingsdoeleinden zullen beantwoorden.

Aanvullende gegevens over de overerving der bestudeerde eigenschappen kunnen verkregen worden door de linkage test toe te passen en het aantal effectieve factoren te berekenen. Verder zijn erfelijkheids- en transgressiegraad twee middelen die ons rechtstreeks inlichtingen verschaffen over het aantal uit te lezen planten, hetgeen in de praktijk steeds met moeilijkheden en twijfel gepaard gaat.

4. Zelfs indien men aanneemt dat de hypothesen en dus de resultaten volledig met de werkelijkheid overeenstemmen d.w.z. dat men over volledig betrouwbare en nauwkeurige resultaten beschikt, dan blijft nog het voornaamste werk de uitlezing der planten. Deze uitlezing kan onmogelijk vervangen worden door biometrische berekeningen, ze blijft deel uitmaken van de bevoegdheden van de veredelaar. De biometrie kan eventueel de bastaarden in klassen verdelen en de klas aanduiden waarin de grootste kans bestaat de geschikste bastaard te vinden, maar zal nooit de planten kunnen bepalen die voor het verbeteren der verschillende eigenschappen de grootste waarborg bieden. Daarenboven komen benevens primaire een reeks secundaire eigenschappen voor, die men in de praktijk in ogenschouw neemt



bij het uitlezen der planten en die om reden van tijdsbesparing enkel visueel worden gekwoteerd, zodat die secundaire eigenschappen biometrisch niet worden ontleed maar somtijds toch bepalend zijn voor de uitlezing.

Samengevat mag men zeggen dat de kennis van de biometrische genetica voor de veredelaar ontegensprekelijk van groot nut kan zijn bij het verwezenlijken van zijn taak maar dat de veredeling niet te herleiden is tot een eenvoudige interpretatie van statistische gegevens.

---



## BIBLIOGRAFIE.

= = = = =

1. Akihama en alt. - Resistibility of upland rice against draught.  
- Exp. Farm. Mic.
2. Arraudcau H. - Etude de la correlation poids paddy et caryopse  
sur les riz en collection à la station agrono-  
mique du Lac Alaotra.  
- Riz et Riziculture VII 2<sup>e</sup> et 3<sup>e</sup> tr. 1961 - p. 51
3. Arraudcau H. - Les dimensions du caryopse et les formats chez  
Oriza sativa.  
- Riz et Riziculture VII 4<sup>e</sup> tr. 1961 - p. 143
4. Bartlett M; - Properties of sufficiency statistical tests.  
- R. Soc. London A 160 - 1937 - p. 268
5. Bocuf F. - Recherches et Exp. Agr. 1948 - Paris.
6. Borasio L. - De l'unification des methodes d'analyse du Riz.  
- Riz et Riziculture LX - 1935 - p. 57
7. Brieger F. - The genetic basis of heterosis in Maize.  
- Genetics XXXV - 1950 - p.420
8. Brown F. - Hybrid vigour in rice.  
- Malayan Agric. Intl. XXXVI (4) 1953 - p.226
9. Burkill I. - A dictionary of the economics products of the  
Malay.- Peninsula.  
- London.
10. Capot J. - Derniers progrès de la sélection du riz à  
Yangambi.  
- Bull. Agr. CB et RU - VI (6) 1957 - p. 341
11. Chiapelli S. - I raggi di Wood e la selezione fisiologica  
delle sementi di riso.  
- Il. Giorn. del Risic - 1932 - p. 171
12. Castle W. - Genes which divides species or produce hybrid  
vigor.  
- Proc. nat. Acad. Sci. XXXII - 1946 - p. 145

13. Cochran W.           - The distribution of the largest of a set of estimated variances as a fraction of their total.  
- Ann of Eugenics II - 1941 - p. 47
14. Copeland R.       - Rice - London 1921
15. Crow J. in Gowen J.W. - Heterosis. Iowa State College Press - 1952
16. Coyaud Y.           - Archives de l'office indochinois du riz n° 30.  
Le Riz. Etude botanique, génétique, physiologique, agrologique et technologique.  
appliquée à l'Indochine - 1950.
17. Darlington C.       - Evolution of genetic systems.  
- Cambridge 1939. Univ. Press.
18. Dobzansky Th.       - in Gowen J.W. Heterosis. .  
- Iowa State Press - 1952.
19. Doornbos R.        - Significance of the smallest of a set of estimated normal variances.  
- Statistica Nelle. X - 1956 - p. 117
20. East E.            - Genetics. XXI - 1936 - p. 375
21. Ecochard R. et Huet J. - Contribution à l'étude de la génétique quantitative chez une plante autogame; le Blé  
- 1<sup>re</sup> partie/Ann. Amélior Plantes.  
II - 1961 - n° 1. p. 25
22. Fisher R.           - The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance.  
- Trans Roy. Soc. Edin. LII - 1918 - p. 399
23. Fisher R.           - Statistical methods for research workers  
Oliver and Boyd London 1958
24. Fisher R. Immer F. & Tedin O  
-The genetical interpretation of statistics of the third degree in the study of quantitative inheritance  
-Genetics XVII 1932 p 107.
25. François L.        - Mesure de la translucidité.  
- Riz et Riziculture IX - 1935.

26. Gotoh K.            - The heritability of some quantitative characters and estimation of minimum number of genes.  
                         - Genetica XXVI - 1953 - p. 453
27. Griffing. B.       - Analysis of quantitative gene action by constant parent regression and related techniques.  
                         - Genetics XXXV - p. 303
28. Gutschin G.       - Essai de classification botanique des riz cultivés - *Oryza Sativa* L.  
                         - Riz et Riziculture VIII - 1934 - p. 1
29. Hartley H.        - The maximum F ratio as a short-cut test for heterogeneity of variance.  
                         - Biometrika XXXVII - 1950 - p. 308
30. Hayes K. and Garber R. - Breeding crop plants.  
                         - Mc. Graw - Hill Book Co. - NY. - 1927
31. Ikeno S.           - Eine Monographie über die Ererblichkeit bei der Reispflanze.  
                         - Bibliographia Genetica III - 1927 - p. 245
32. Idsumi Y.         - Investigations in heterosis of rice plants (First report)  
                         - Plant Breeding Abstracts - VII - 1936, 1937 p. 401
33. INEAC             - Rapport Annuel - 1954
34. INEAC             - Rapport Annuel - 1957
35. INEAC             - Rapport Annuel - 1958
36. Jodon N.          - Experiments on artificial hybridization in rice.  
                         - Jnl. Amer. Soc. Agron. XXX - 1938 - p. 294
37. Jones D.          - Jnl. Amer. Soc. Agron. XVIII - 1926
38. Jordan H.         - Hybridization of rice.  
                         - Trop. Agr. Trin. XXXIV n° 2 - 1957 - p. 133

39. Kadam B.S. Patil G.G. and Patankar V.K. -  
 - Heterosis in Rice.  
 - Ind. Jnl. Agr. Sc. VII n° 1 - p. 118
40. Kan-ichi-Sakai - Theoretical studies on plant breeding techniques with special regard to autogamous plants.  
 - Nat. Inst. of Genetics - Japan n° 181
41. Kempthorne O; - An introduction to genetic statistics.  
 - London - 1957
42. Khambanonda I. - Quantitative inheritance of fruit size in red pepper. (*Capsicum frutescens*)  
 - Genetics XXXV - n° 3 - p. 322
43. Lush J. - Animal breeding plans.  
 Iowa State College Press. - 1943
44. Mahmud I. and Kramer H. - Segregation for yield, height and maturity following a soybean cross.  
 - Agr. jnl. XLIII - n° 12 - p. 605
45. Mangelsdorf A. in Gowen J.W. - Heterosis.  
 - Iowa state College Press - 1952.
46. Mather K. - The balance of polygenic combinations.  
 Jnl. Genet. XLIII - 1942 - p. 309
47. Mather K. - Biometrical genetics.  
 - London 1952
48. Matsura H. - A bibliographical monograph<sup>on</sup> plant genetics.  
 - Tokyo Imperial Univ. 1929.
49. Mendiola. - A manual of plant breeding for the tropics.  
 - Manille - 1926.
50. Morinaga. - Jap. Jnl. Gen. - 1939 - p. 179
51. Moringga. - Jap. Jnl. Gen. 1942 - p. 201
52. Muller J. - Selection des plantes vivrières à Yangambi  
 - Bull. Agr. CB et RU - 1952 - p. 37

53. Myttenaere C. - Rapport CCR. 1947 - INEAC. Section II B (niet uitgegeven).
54. Nagao S. et Takano in Nakayama - Observations sur les recentes études du riz.  
- 1948 - Tokyo
55. Nagao S. Takahashi M. Miyamoto T. - Genetical studies on rice plant.  
- Jap. Jnl. Genetics XXXII - 1957 - P.124
56. Narasinga - in "Le Riz" Coyaude.
57. Opsomer J.E. - Recherches sur la "methodique" de l'amélioration du riz à Yangambi.  
- INEAC - Serie Scientifique - n° 15 - 1938
58. Opsomer J.E. - Contribution à l'étude de l'heterosis chez le riz.  
- INEAC Serie Scientifique n° 24 - 1942.
59. Panse V.S. - Applications of genetics to plant breeding - II. The inheritance of quantitative characters and plant breeding.  
- Jnl. Genetics XL - 1940 - p. 283
- 59 a Papadakis J. - Ecologie Agricole  
- Gembloux 1938
60. Pelerents C. - L'hybridation du riz.  
- Bull. Agr. CB & RU - 1955 - P. 47.
61. Pelerents C. - Rapport annuel. Division des Plants vivrières.  
- INEAC - 1955 - (niet uitgegeven)
62. Pelerents C. - Etude du système racinaire du riz de terre ferme en conditions naturelles.  
- Bull. Agr. CB & RU XLIX - 1958 - P. 1269.
63. Powers L. - The nature of the series of environmental variances and the estimation of the genetic variances and the geometric means in crosses involving species of *Lycopersicon*.  
- Genetics XXVII - 1942 - p. 561.

64. Perlis Sam.

  - Theory of Matrices.
  - Addison - Wesley Publishing Company Inc.
65. Piacco R.

  - Saggio di classificazione botanica dei risi coltivati.
  - Vercelli - 1936.
66. Rasmusson J.

  - A contritution to the theory of quantitative character inheritance.
  - Hereditas XVIII - 1933 - p. 245.
67. Richey F.

  - Isolating better foundation inbreds for use in corn hybrids.
  - Genetics XXX - 1945 - p. 455
68. Rhino M.

  - Rapport de la Deuxième réunion du Groupe de Travail des Selectionneurs de Riz.
  - Indonesie April 1951 - O.N.U.-F.A.O.  
Rome 1952.
69. Robinson H.F.- Comstock R.E. - Harvey P.H. - Estimates of heritability and the degree of dominance in corn.

  - Agr. Jnl. XXXXI - n° 8 - p. 333
70. Roger. M.

  - Maladies à Sclérotés du riz.
  - Arch. O.I.R. - n° 24 - 1934 - p. 1
71. Sax K.

  - The association of size differences with seed-coat pattern and pigmentation in *Phaseolus vulgaris*.
  - Genetics VIII - 1923 - p. 552
72. Shull G.H.

  - Ueber die Heterozygotie mit Rückzicht auf den praktischen Züchtungserfolg.
  - Beitrag 3 - Pflanzenzucht V - 1922 - p. L34
73. Shull G.H.

  - "What is heterosis"
  - Genetics XXXVIII - n° 5 - 1948 - p. 439
74. Smith H.

  - Fixing transgressive vigor in *Nicotiana rustica*.
  - Res. in Genetics XXXV - 1950 - p. 692



75. Svalof L. - in "Le Riz" van Coyaud.
76. Takahashi & Nagao - Biol. Ab. - 1948 - I3070
77. Takahashi & Nagao - Jap. Jnl. Bot. 1943 - p. 72
78. Van Der Meulen. - Over het kunstmatig kruisen van rijst op Java.  
- Landbouw VIII - 1932 - p. 585
79. Van Der Meulen. - Over de natuurlijke kruisbestuiving bij rijst en resultaten van een onderzoek daarover op Java.  
- Landbouw XV - 1939 - p. 649.
80. Van Der Stock J. - Onderzoekingen omtrent rijst en tweede gewassen.  
Landbouw 1910
81. Van Der Wijen A. - L'helminthosporiose du riz au Congo Belge.  
- Bull. Agr. CB & RU E. p. 649
- 81 a Vavilov - The origin, variation, immunity and breeding of cultivated plants  
- Chronica Botanica XIII - 1949 - I/6.
82. Warner J. - A method for estimating heritability.  
- Agr. Jnl. XXXIV - 1942 - p. 427
83. Whaley W. - Heterosis.  
- Bot. Rev. X - 1944 - p. 461
84. Wright S. - Systems of mating.  
- Genetics VI - 1921 - p. 111
85. Wright S. - The results of crosses between inbred strains of guinea pigs differing in number of digits.  
- Genetics XIX - 1934 - p. 506
86. N.N. - De economische toestand van Belgisch Kongo en van Ruandi-Urundi in 1959  
- Directie voor Economische Studies.

